

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

Un estudio sobre el comportamiento predador de *Lycora Fasciiventris* (Araneae, Lycosidae)

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Joaquín Ortega Escobar

DIRECTOR:

Juan Acosta Urrea

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



5310043449

T 595.4
ORT
est

D. JOAQUIN ORTEGA ESCOBAR

UN ESTUDIO SOBRE EL COMPORTAMIENTO PREDADOR EN LYCOSA
FASCIIVENTRIS (ARANEAE, LYCOSIDAE)

DIRECTOR DE TESIS : Dr. D. JUAN ACOSTA URREA

PRESENTADA EN :

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

1984

DIRECTOR TESIS

AUTAR

PONENTE TESIS



T. 28,026

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar al Prof.Dr.D. JUAN ACOSTA URREA el haberme dirigido esta tesis,orientandome y apoyandome en todo momento,asi como estimulandome para que llegara a buen término.

Al Prof.Dr..D. FRANCISCO RODRIGUEZ SANABRA,Director del Departamento de Psicobiología de la Universidad Autónoma de Madrid en donde ha sido realizada esta tesis,por su estímulo para la continuación y finalización de la misma,y haber permitido que se mejoraran a lo largo de ella los medios de trabajo utilizados.

Al Prof.Dr. D. SALVADOR PERIS,que accedió amablemente a actuar de Ponente de la misma.

Al Prof.Dr.D.JUAN ANTONIO BARRIENTOS que,amablemente,nos ayudó en las tareas de clasificación taxonómica de los ejemplares.

A mis compañeros del Laboratorio de Psicobiología por el apoyo durante la realización de los experimentos y las discusiones de los mismos.

A Da PILAR LOPEZ SANTAMARIA a quien debo agradecer la realización de los aspectos fotográfico y de delineación de esta tesis.

INDICE

Objeto.....	Pag.1
Situación bibliográfica.....	Pag.5
2.1.Comportamiento predador.....	Pag.6
2.1.1.Comportamiento predador de las arañas.....	Pag.16
2.1.2.Secuencias de comportamiento predador en Arácnidos.....	Pag.22
2.1.3.Predación y actividad locomotora.....	Pag.32
2.1.4.Comportamiento predador en arañas so- ciales.....	Pag.33
2.2.Morfología.....	Pag.35
2.2.1.Morfología externa.....	Pag.35
2.2.2.Morfología interna.....	Pag.35
2.2.2.1.Sistema circulatorio.....	Pag.35
2.2.2.2.Sistema nervioso.....	Pag.36
2.2.2.3.Organos sensoriales.....	Pag.37
2.3.Alimentación.....	Pag.41
Material y Métodos.....	Pag.44
3.1.Material.....	Pag.45
3.2.Métodos.....	Pag.47
3.2.1.Comportamiento predador.....	Pag.47
3.2.2.Desarrollo de la predación.....	Pag.48
3.2.3.Papel del sistema visual en la captu- ra de la presa.....	Pag.52
3.2.3.1.Movimiento y predación.....	Pag.52
3.2.3.2.Sistema visual y predación.....	Pag.52

3.2.4. Estímulos visuales captados por el predador.....	Pag.55
3.2.5. Influencia del ayuno sobre la responsi- vidad a dos presas : moscarda y salta- montes.....	Pag.58
3.2.5.1. Ayuno y actividad locomotora.....	Pag.58
3.2.5.2. Ayuno y respuesta a la presa. I.....	Pag.58
3.2.5.3. Ayuno y respuesta a la presa II.....	Pag.59
3.2.6. Pelos escopulares de las patas y cap- tura de presas difíciles.....	Pag.60
3.2.7. Métodos estadísticos.....	Pag.61
Resultados.....	Pag.64
4.1. Descripción de las pautas predadoras y de las secuencias correspondientes.....	Pag.65
4.1.1. Secuencias predadoras con moscarda....	Pag.65
4.1.2. Secuencias predadoras con saltamontes.	Pag.79
4.1.3. Secuencias predadoras con otras pre- sas.....	Pag.88
4.2. Desarrollo de la predación	Pag.90
4.3. Sistema visual y predación.....	Pag.102
4.3.1. Movimiento y predación.....	Pag.102
4.3.2. Sistema visual y predación.....	Pag.106
4.3.2.1. OMA y OLA tapados.....	Pag.106
4.3.2.2. OMP y OLP tapados.....	Pag.112
4.3.2.3. OMA tapados.....	Pag.120
4.3.2.4. OLA tapados.....	Pag.128
4.3.3. Estímulos visuales captados.....	Pag.138

4.4.Influencia del ayuno sobre el comporta-	
miento predador.....	Pag.155
4.4.1.Influencia del ayuno sobre la activi-	
dad locomotora.....	Pag.155
4.4.2.Ayuno y respuesta a la presa.I.....	Pag.157
4.4.3.Ayuno y respuesta a la presa.II.....	Pag.168
4.5.Pelos escopulares de las patas y captu-	
ra de presas difíciles.....	Pag.171
Discusión.....	Pag.172
5.1.Variabilidad del comportamiento preda-	
dor.....	Pag.173
5.2.Desarrollo del comportamiento predador ..	Pag.179
5.3.Sistema visual y predación.....	Pag.183
5.4.Estímulos visuales captados por el pre-	
dador.....	Pag.191
5.5.Influencia del ayuno sobre el comporta-	
miento predador.....	Pag.196
5.6.Pelos escopulares y predación.....	Pag.208
Conclusiones.....	Pag.209
Bibliografía.....	Pag.212

1. OBJETO

El objeto de esta tesis es el estudio de algunos aspectos del comportamiento predador de una araña, Lycosa fasciiventris Dufour, arácnido español que no ha sido estudiado desde el punto de vista del comportamiento.

Los estudios sobre predación en Invertebrados se encuentran descompesados en comparación con los de Vertebrados: Si usamos la bibliografía presentada por E. CURIO en su revisión general de 1976 sobre la etología de la predación encontramos que de un total de 687 citas bibliográficas aparecen trabajos sobre un total de 376 especies animales de la cuales 56 corresponden a especies de Invertebrados y el resto a Vertebrados; es decir que, teniendo en cuenta la mayor cantidad de especies de Invertebrados que de Vertebrados existentes en los diferentes ecosistemas que constituyen la Biosfera -932.000 especies de Invertebrados frente a 40.600 especies de Vertebrados (ENCICLOPEDIA SALVAT DE LA FAUNA, 1981, vol.1)-, comprobamos lo anteriormente afirmado. A su vez, los estudios de Invertebrados estaban realizados predominantemente sobre la Clase Insecta y algunos estudios, pocos, se han realizado sobre la predación de la Clase Arachnida.

Es importante el estudio de la predación en las Arañas porque éstas, animales predominantemente solitarios (KRAFFT, 1970), son predadores e incluso en las especies sociales el comportamiento parece esencialmente orientado hacia la captura de las presas (KRAFFT, 1970).

Aunque anteriormente se habían realizado estudios sobre la predación en otras especies del género *Lycosa*, no existía una descripción exhaustiva de las pautas predadoras y, lo que es más importante, cómo se engarzan éstas para la captura de las diferentes presas a las que puede acceder este tipo predador; así mismo este estudio incluye obser-

vaciones cuantificadas sobre secuencias de comportamiento completas, que autores anteriores no suministraban (ROVNER, 1980), aunque ya existían en otras familias como Araneidae (ROBINSON y OLAZARRI, 1971) y Salticidae (FOSTER, 1979). Estos estudios sobre grandes cantidades de secuencias completas pueden revelar que existen variaciones interesantes en el comportamiento predador inducidas por los diversos tipos de presas.

Tras una descripción exacta de las secuencias predadoras de L. fasciiventris hemos procedido a estudiar otro aspecto importante de su comportamiento predador que anteriormente no ha sido estudiado o al menos nosotros no hemos encontrado información al respecto en nuestra revisión bibliográfica: la ontogénia del comportamiento predador. Los estudios sobre la ontogénia del comportamiento forman también parte de la cuestión de la causalidad del comportamiento (TINBERGEN, 1969). Existen diversas cuestiones a considerar sobre la cuestión: ¿Cómo diferencia una arañita entre una presa y un conoespecífico?; ¿aparece de forma completa las secuencias predadoras ante una presa desde el primer momento o la respuesta aparece gradualmente tras un periodo de contacto con la presa?; ¿existe diferencia entre las respuestas de las arañas ante la presa cuando se enfrentan a ella recién salidas del huevo o recién descendidas del abdomen de la madre?. Los estudios sincrónicos del comportamiento predador y del comportamiento social en la fase ninfal de los Lycosidos nos pueden suministrar intuiciones para intentar explicar el desarrollo del comportamiento territorial, no social de estas arañas.

El tercer aspecto de nuestro estudio ha sido el de cómo afecta un aspecto de la motivación interna, el ayuno, a las reacciones ante las diversas presas, más concretamente la moscarda y el saltamonte. Este

es un aspecto que nosotros creemos esencial en un estudio sobre el comportamiento predador puesto que es necesario saber, para subsiguientes experimentos, cuánta pérdida de peso ha debido sufrir el animal para estar seguros relativamente de que reaccionará ante la presa capturando y que cualquier otra reacción que manifieste no va a ser debida a falta de motivación. Es evidente que si hubiéramos estudiado solo la modificación de la reacción del predador ante una sola presa, el estudio hubiera suministrado pocos resultados más que el hecho de que según tiene más hambre el predador tiene más probabilidad de reaccionar capturando; por ello es por lo que hemos estudiado también la interacción entre la variable interna, el ayuno, con variables externas, como es el tamaño de la presa, la forma o el color.

El cuarto aspecto de nuestro estudio ha consistido en el análisis de algunos de los mecanismos sensoriales que controlan la respuesta de este predador ante la presa. Así, hemos estudiado la diferente implicación de los diferentes tipos de ojos en la captura de la presa, así como los posibles aspectos de la presa que son detectados por el predador cuando emite su respuesta; también hemos considerado el posible papel predador de los pelos de las escópulas de las patas.

2. SITUACION BIBLIOGRAFICA

2.1. COMPORTAMIENTO PREDADOR.

DEWSBURY (1978) considera 5 clases básicas de estrategias alimenticias: filtradores, parásitos, herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Los carnívoros, estrategia alimenticia en la que estamos interesados, se alimentan primariamente de otros animales; éstos son el escalón inmediatamente inferior en la pirámide ecológica de procesamiento de la materia: los herbívoros, es decir aquellos animales que se alimentan de plantas, cortezas, hojas, semillas, frutas, jugos vegetales y raíces. Para conseguir capturar una posible presa el carnívoro debe hacer un esfuerzo que estará en relación directa con el índice de apetencia de ésta (VALVERDE, 1967), es decir con la cantidad de energía resultante de restar a la energía suministrada por la presa el esfuerzo (también energético) de capturarla. Al proceso que implica estas inversiones energéticas y el correspondiente beneficio lo denomina CURIO (1976)

Predación: "un proceso por el cual un organismo realiza algún esfuerzo para localizar una presa viva, y además, realiza otro esfuerzo para mutilarla o matarla" (página 1). Además para distinguirla de otras estrategias alimenticias como el parasitismo, CURIO añade que "la predación se distingue mejor de otras formas de forrajeo solamente por una de sus consecuencias, que acaba en la mutilación o destrucción total de un animal que ofrece alguna resistencia a ser descubierto y/o dañado", (página 1).

La predación puede considerarse como un proceso de interacción entre dos tipos de organismo: la presa, es decir el organismo que trata de no ser capturado por el otro tipo, el predador. Este sistema es denominado en la literatura "el sistema predador-presa". Desde principios del siglo XX, el sistema predador-presa se ha usado en el estu-

dio de la dinámica de poblaciones ya que se considera a éste sistema muy importante para el control de las poblaciones naturales. Entre las descripciones matemáticas del sistema predador-presa se encuentran las de LOTKA (1925), VOLTERRA (1926), STOY (1932), NICHOLSON y BAILEY (1935) y THOMPSON (1939). Mas recientemente IVLEV (1955), WATT (1959), HOLLING (1959, 1963), ROYAMA (1971), HOLLING y BUCKINGHAM (1976), CURRY y DEMICHELE (1977) y RAO y KSHIRSAGAR (1978) tambien han presentado descripciones matemáticas de las interacciones predador-presa. Una descripción de los casos estudiados por los distintos autores anteriormente citados se puede encontrar en RAO y KSHIRSAGAR (1978).

Respecto a los modelos matemáticos de los sistemas predador-presa R. y B. CHAUVIN (1977) afirman: "Desgraciadamente, el estudio de la predación se ha mostrado inhibido desde el comienzo por la mania de los modelos matemáticos prematuros." (páginas 206-207). Y así, entre las suposiciones de los matemáticos que estos autores consideran falsas se encuentra la de la prospección al azar del territorio donde se encuentran las presas.

De otra parte se ha considerado a los predadores como una importante presión de selección (predo-presión) que actua sobre las especies presa provocando la aparición de mecanismos antipredador, y haciendo desaparecer a los individuos débiles de la especie-presa. Entre estos mecanismos anti-predador, se encuentra por ejemplo "el comportamiento de alboroto" ("mobbing behaviour") ejecutado por muchas especies de Aves y mediante el cual los adultos expulsan a un predador; y la inmovilización, mediante la cual la presa trata de pasar desapercibida. Asi mismo se ha propuesto que las agrupaciones de las posibles presas pueden servir de protección contra los predadores:

a) de tipo pasivo: por atemorización del predador ante la cantidad de posibles predadores.

b) de tipo activo: la protección se consigue mediante movimientos activos de los posibles animales presa (alboroto ("mobbing") de los pinzones frente al predador; disposición en círculo de ciertos ungulados para defenderse de los carnívoros, etc).

CURIO (1976) señala los siguientes métodos de caza de los predadores:

I. Caza mediante especulación.

II. Acercarse furtivamente y acechar ("stalking" y "ambushing").

III. Ataque a la presa bajo un disfraz.

IV. Caza mediante persecución.

V. Caza mediante agotamiento de las presas peligrosas.

VI. Insinuación.

VII. Carroñeros y cleptoparásitos.

VIII. Caza mediante el uso de herramientas.

I.- Caza mediante especulación.-

En éste método de caza el predador se comporta como un ciego que encontrara su camino o buscara los objetos con su bastón.

Este método de caza parece estar distribuido por diferentes taxones: así, en los Invertebrados se cita el caso del pulpo Octopus cyanea; en los Vertebrados: a) algunos peces y aves marinas capturan las presas asustadas por otros individuos, incluso aunque sean de otra especie; b) existen también numerosos ejemplos de aves que usan hormigas, otras aves o mamíferos como "bateadores" que levantan insectos, que de otra manera hubieran permanecido escondidos. Se cita el ejemplo de las

hormigas guerreras (Eciton burchelli, Labidus praedator) y de la tangara (Habia sp.). Curio tambien habla del uso de monos como bateadores por parte de aves tan diferentes como Bucerotidae en Africa, Dicruridae en Asia, Irenidae en las Filipinas y Trogonidae en Panamá.

II. Acercarse furtivamente y acechar.-

Ambos tipos de estrategias corresponden a predadores que no pueden mantener un ataque sostenido durante un cierto tiempo a su presa. Se diferencian en que en el primero la aproximación activa, pero lenta, intentando pasar desapercibido, corresponde al predador, y en el acecho la aproximación activa corresponde a la presa. Segun CURIO (1976) ambos métodos pueden ser usados por el mismo predador.

Un ejemplo del primer tipo (acercarse furtivamente) es el avance del león y del guepardo justo en el momento en que sus victimas potenciales han bajado la cabeza para comer "excepto en el caso de los grandes rebaños en que podria ser futil esperar a que todos los animales hubieran cedido de prestar atención" (SCHALLER, 1972, páginas 247,316). Un atributo importante de la caza furtiva es una reducción adaptativa del tamaño corporal aparente y del ruido producido. Asi, el predador furtivo se agacha para minimizar el movimiento visible; o desarrollan estructuras como son las plumas de los buhos que hacen su vuelo casi inaudible.

En las arañas podemos citar como ejemplo de un predador furtivo los integrantes de la familia Salticidae. L.M. FORSTER (1977) del Otago Museum de Nueva Zelanda ha realizado un estudio cualitativo del comportamiento de caza de algunos Salticidos (Trite auricomus y Trite

planiceps) y tras dividir aquél en tres patrones primarios: Orientación, Persecución, y Captura, considera dentro del 2º patrón las siguientes unidades secundarias: Seguir, Correr o Caminar y Caza furtiva (Stalk). Esta última unidad la define como: "La araña se enfrenta al objeto-presa, y con el cuerpo bajo y en línea recta y las patas tiesas realiza movimientos casi imperceptibles hacia su presa" (página 55). Así mismo cuando la araña llega a la distancia de captura, se agacha ("pre-crouch" y "crouch" en la nomenclatura de FORSTER) y luego inmediatamente salta.

Un predador al acecho intenta ocultar su presencia mientras espera que se acerque una presa. La ocultación se consigue mediante camuflaje y supresión de movimientos visibles y/o mediante un escondite bien elegido. El acecho puede ayudarse mediante varios instrumentos auxiliares tales como telas, hilos pegajosos, trampas u hoyos. El predador que caza al acecho puede enfrentarse con el problema de que las poblaciones de las presas potenciales se vuelvan poco abundantes; para resolverlo, dicho predador habrá de desplazarse a un nuevo lugar de forrajeo.

La estrategia de caza al acecho ha sido definida también como estrategia "Sentarse y Esperar" ("Sit and Wait") y, como veremos posteriormente, es la adoptada por la mayor parte de las familias de Arañas.

LLL.- Ataque a la presa bajo un disfraz.-

En este tipo de estrategia se trata de que la presa no conozca la verdadera identidad del predador y, para conseguirlo, se basa en señales claramente visibles. Este tipo de estrategia se consigue mediante el denominado mimetismo agresivo o mimetismo de Peckham.

Esta estrategia ha sido desarrollada tanto por predadores que cazan mediante persecución como por otros que cazan al acecho. Así, peces de las Familias Austrolomidae y Fistulariidae usan ejemplares de las Familias Scaridae, Serranidae o Mullidae como una "cabalgadura", desde la cual se lanzan sobre sus presas (otros peces) aprovechándose de la indiferencia de éstas frente a las "monturas". Un caso más conocido y muy citado cuando se habla del mimetismo agresivo es el del pez blénido Aspidontus taeniatus que imita al limpiador Labroides dimidiatus en su color y en la danza usada por éste último cuando se aproxima a un cliente.

Según CURIO (1976) el hombre es el único mamífero que utiliza el mimetismo agresivo para la captura de presas. Así, los indios norteamericanos usaban pieles de lobo para aproximarse a los bisontes (Bison bison) y los aborígenes australianos pieles de canguro para cazar a éstos. Pero no son éstos los únicos ejemplos, sino que también se puede considerar como mimetismo agresivo el de los cazadores de nuestra zona de influencia cultural cuando usan reclamos que imitan las llamadas de diversas aves para cazarlas.

IV.- Caza mediante persecución.-

La persecución aparece cuando el predador que ha estado acercándose lentamente a la presa o al acecho, es descubierto por la presa, que huye de él; entonces el predador, de acuerdo con diversas circunstancias, puede optar por perseguir o no a aquélla. Se ha hablado (ENCICLOPEDIA SALVAT DE LA FAUNA, 1981) de una acción selectiva de los predadores sobre las poblaciones de las presas debido a que en la persecu-

ción se cazarian o bien animales muy jóvenes o muy viejos, o adultos pero con enfermedades.

V.- Existen animales presa que intentan oponerse al predador hiriéndolo o envenenándolo.-

En el primer caso el animal-presa poseerá estructuras tales como pezuñas, cuernas, cuernos, etc, que pueden dañar al predador si aquél se revuelve; es el caso por ejemplo de alces adultos perseguidos por manadas de lobos, a los que pueden hacer frente y escapar con vida; parece ser que, normalmente, no se llega a estas situaciones dado que en la persecución previa el predador, por ejemplo el lobo o el perro salvaje de El Cabo, habrá seleccionado entre las presas a los más débiles; o si perseguía a un único animal habrá desistido al comprobar su fortaleza. En éste apartado podemos incluir también la respuesta del grillo doméstico ante el ataque de Lycosidos (ROVNER, 1980); el grillo usa sus patas metatorácicas, con sus fuertes espinas para intentar dañar a la araña.

En cuanto a presas venenosas citemos por ejemplo las luchas mantenidas entre la mangosta (Herpestes i. ichneumon) y la cobra (Naja naja); la cobra intenta morder mortalmente a la mangosta, que en la primera fase del combate intenta agotar al reptil para conseguido esto lanzarse como una saeta y morder a la cobra en el cuello, detrás de la cabeza y darle muerte inmediatamente.

VI.- Insinuación.-

Este tipo de predación implicaría una habituación de la presa al predador, que evitaría la aparición de las respuestas defensivas. Este es el mecanismo propuesto por BUCKLEY y BUCKLEY para explicar la predación (y la falta de respuesta) de las gaviotas Larus atricilla sobre los huevos de las colonias de charranes reales; según éstos autores todas las respuestas defensivas son dirigidas casi exclusivamente a los ladrones ocasionales de huevos tales como otras gaviotas o cuervos.

VII.- Comedores de carroña y cleptoparásitos.-

Los carroñeros se alimentan de las carcasas abandonadas por otros animales. Si los carroñeros se apropian de las presas de otros carroñeros o de cazadores se les puede llamar cleptoparásitos.

Como regla general se puede asumir que el comer carroña ahorra energía, que de otro modo se tendría que haber invertido en la caza. No existe en la bibliografía ningún caso de carroñero en las Arañas.

En cuanto a los cleptoparásitos, también llamados comensales, de las Arañas se han encontrado tanto entre las mismas arañas como en diversas familias de insectos. Así, se han citado (EBERHARD, 1980) como cleptoparásitos diversas moscas danzarinas de la Familia Empididae, moscas dragón de la Familia Mecopterae, moscas de la Familia Chloropidae; BARTH (1982) también cita los tipúlidos (Limoniinae) como cleptoparásitos de varias especies de arañas (v.g.: Theridiidae). Entre las arañas se cita solamente a Argyrodes elevatus (Theridiidae), parásita de Nephila clavipes y Argiope argentata.

+ ¿Cómo evita el cleptoparásito el ser considerado como una presa por la araña?. Los informes de diversos observadores sobre cleptoparásitos suelen hablar de movimientos lentos de éstos y "cuidadosos", en particular durante el tiempo que la araña huesped está inmóvil. Parecen ser de particular importancia en evitar el ataque de la araña huesped la presencia de vibraciones de baja frecuencia y la falta de transiciones rápidas en las vibraciones.

Quizás el mayor perfeccionamiento en un cleptoparásito es el conseguido por algunas moscas relacionadas con las moscas de las frutas (EBERHARD, 1980a). Algunas de estas moscas se colocan sobre la tela, pero otras se colocan directamente sobre el dorso de la araña, de donde no pueden ser expulsadas fácilmente por la araña. Estas moscas esperan a que la presa haya sido parcialmente digerida, se bajan del dorso de la araña, chupan comida, y se suben al dorso de nuevo, limpiando incluso las partes bucales de la araña, una vez que ésta ha terminado de comer.

VIII.- Caza mediante el uso de herramientas.-

Según CURIO (1976) el uso de herramientas se ha observado en animales tan dispares como avispas, cangrejos, aves y mamíferos. Su uso más común es en la consecución de la comida, y en contextos agonísticos y defensivos. Estudios experimentales sobre el uso de herramientas en el contexto de la consecución de la comida han sido realizados por MILLIKAN y BOWMAN (1967) con un pinzón de las Galápagos y por JONES y KAMIL (1973) con el arrendajo azul. También se ha registrado, de forma anecdótica, en el buitre egipcio (Neophron pernopterus) y el milano de pecho negro (Hamirostra melanosternum) que arrojan pie-

dras contra huevos de aves como la avestruz (Struthio comelus) y el emú (Dromiceius novaehollandiae), para romperlos.

5310041344

En las Arañas existe un grupo, "la Araña Bolas" en las cuales la tela se ha reducido y consta de una única línea corta de la cual está suspendida una gran pelota de seda (EBERHARD, 1980a y b). Estas "arañas bolas" mantienen la línea con una de las patas frontales y mueven la pelota ante el paso de insectos. Como afirma EBERHARD, "ésto parece un método increíblemente inefectivo de capturar presas, pero observaciones recientes han confirmado lo que los naturalistas habían sospechado desde hace tiempo -que las arañas no esperan a la presa pasivamente sino que las atraen activamente usando una sustancia aparentemente similar a una producida por una polilla hembra virgen para atraer a los machos", (EBERHARD, 1980a, página 60). Según EBERHARD, "a pesar del tiempo de reacción extremadamente rápido de las arañas y del vuelo relativamente lento de las polillas que se aproximaban, no era fácil para las arañas golpearlas, y 12 de los 21 intentos que observó fueron errores", (EBERHARD, 1980b, página 151). Estas bolas son principalmente líquidas y parece ser que la humedad de la bola es esencial para su pegajosidad dado que al tomar una bola recién hecha y dejarla colgar libre en el lugar de caza durante 90 minutos (hay que tener en cuenta que las bolas eran ingeridas si después de un periodo de espera no se capturaba ninguna presa y tales lapsos promediaban 24 minutos), al final de éste tiempo su tamaño se había reducido de forma sustancial y no era pegajosa. Por lo tanto, piensa EBERHARD, la ingestión de las bolas después de intervalos de 30 minutos servía para asegurar que la bola es suficientemente pegajosa.

2.1.1. Comportamiento predador de las arañas.-

En el Orden Araneidos se han realizado estudios sobre la predación en las Familias Lycosidae (EDGAR, 1969, 1970; FORD, 1978; GREENQUIST y ROVNER, 1976; HALLANDER, 1970; HARDMAN, 1973; LE BERRE, 1968; ROVNER, 1974, 1980; ROVNER y KNOST, 1974); Salticidae, (DILL, 1975; DREES, 1952; EDWARDS, CARROLL y WHITCOMB, 1974; FORSTER, 1977, 1979, 1982; GARDNER, 1964, 1966; HILL, 1979; JACKSON, 1977a); Argiopidae, (HARWOOD, 1974; ROBINSON, 1969; ROBINSON y OLAZARRI, 1971; ROBINSON y VALERIO, 1977); Plectreuridae, (MINCH, 1977); Agelenidae, (DARCHEN, 1965; KRAFFT, 1970); Diguetidae, (EBERHARD, 1967); Ctenizidae, (BUCHLI, 1969); Theridiidae, (CARICO, 1978; HÖLLDO-BLER, 1979); Linyphidae, (FORD, 1977); Thomisidae (HAYNES y SISOJEVIC, 1966; MORSE, 1979); Dictynidae (JACKSON, 1977b, 1979); Dinopidae (ROBINSON y ROBINSON, 1971); Scytodidae, (VALERIO, 1974).

Los estudios más extensos se han realizado en las familias Argiopidae, Araneidae y Salticidae. Los enfoques principales en estos estudios han sido de dos tipos:

a) Estudios comparativos, como los suministrados principalmente por el grupo del profesor Michael H. Robinson, cuya finalidad principal consiste en la formulación de los etogramas de especies pertenecientes principalmente a las familias Araneidae (ROBINSON y ROBINSON, 1974; ROBINSON, 1975; ROBINSON y MIRICK, 1971; ROBINSON, MIRICK y TURNER, 1969; ROBINSON, ROBINSON y GRANEY, 1972) y Argiopidae (ROBINSON, 1969; ROBINSON y OLAZARRI, 1971) y Salticidae (ROBINSON y VALERIO, 1977).

b) Estudios sobre la causación de la predación, tratando de determinar los estímulos internos y externos que determinan la captura de la presa, así como la participación en dicha captura de los distintos

receptores sensoriales del animal. El primer enfoque responde a la necesidad planteada por los etólogos clásicos (TINBERGEN, 1963, 1968) de explicar el comportamiento en términos de función y evolución y el segundo a la de explicarlo en términos de su causación próxima.

Una ocupación constante de un arácnido, como la de cualquier otro animal, es proveerse de comida. Como afirma Th. SAVORY (1977), "el arácnido medio, si existe tal cosa, es un predador, y el cuadro que aparece en la mente de uno cuando piensa en su alimentación es el de un vagabundo nocturno, que no busca demasiado su presa por cuanto la encuentra por azar detectándola por el sentido del tacto y agarrándola. Sin duda ésto es bastante cierto para muchos y merece poca atención tal recolección casual. Parece razonable considerarlo como el método primitivo de obtener comida, en contraste con métodos más especializados desarrollados posteriormente. Quizás la más obvia de éstas mejoras es la adquisición de mayor velocidad y fuerza o, como en las arañas, el método altamente especializado y único de tejer telas", (página 63).

Así pues, la forma de proveerse alimento de los Arácnidos que nos interesan, las Arañas, es mediante la captura de otros animales vivos, a los que inmovilizan y consumen parcial o totalmente.

En el Orden Araneae podemos realizar dos subgrupos bien delimitados según posean o no una estructura sedosa, la tela, que les sirve para la captura de las presas: arañas constructoras de tela y arañas cazadoras (es decir los grupos "web builders" y "hunting spiders" de RIECHERT y LUCZAK (1982)). Cualquiera que sea el grupo en el que nos fijamos, podemos afirmar que sus componentes son, básicamente, predadores al acecho, es decir que escogen un lugar, que se puede considerar como su refugio, desde el cual saltan sobre los insectos que pasan por sus

proximidades o que chocan contra la tela. La neta división que hemos realizado entre ambos grupos nos lleva a plantearnos: ¿cuál fué la situación original, a partir de la cual evolucionó el otro grupo?; las denominadas arañas cazadoras (definidas por RIECHERT y LUCZAK como "los taxones que no utilizan una trampa de tela en la captura de la presa"), ¿no usan sus posibilidades de emisión de hilos de seda en la captura de presas?; ¿son todas las telas construidas por las "constructoras de telas" iguales?.

Respondiendo a la primera cuestión, SAVORY (1977) afirma que no se puede suponer que las más primitivas de las arañas hubieran sido un constructor de telas sino que sería un animal vagabundo, que cazaría lo que se encontrara en sus desplazamientos (siempre que entrara dentro de unas determinadas categorías de tamaño) pero trazando en sus desplazamientos un hilo de seda tras ella. Si a ello añadimos el uso de un lugar seguro al cual retirarse para consumir lo cazado y evitar ser predado se formaría lo que SAVORY (1977) llama una orla en forma de campana. Esos hilos con los que se tropieza, en cierto modo radiales, servirían de instrumentos de aviso del paso sobre ellos de insectos, y se convertirían en una característica permanente de la vecindad de la araña. A esta estructura se le puede denominar prototela.

En la Familia Lycosidae se puede considerar prototela a la estructura tubular recubierta de seda y que puede elevarse sobre el sustrato mediante una especie de brocal, del que pueden partir también líneas de seda hacia los alrededores, y que constituye, en definitiva, el nido de aquéllas. Ahora bien, ¿por qué habría evolucionado la construcción de telas? Para ello (RIECHERT y LUCZAK, 1982) tendríamos que aceptar que el radio perceptual superior que suministraron las primeras

telas debió haber dado lugar a un mayor beneficio neto frente a la estrategia de flexibilidad para moverse de unas áreas de forrajeo a otras; ¿en qué situaciones ambientales habría ocurrido ésto? por supuesto que en aquellos hábitats homogéneos (desde el punto de vista de la distribución de las presas) y, en los cuales, los animales no tendrían que desplazarse de un lugar de forrajeo a otro.

En cuanto a la cuestión de si el tipo de tela mostrado por una araña es siempre el mismo o puede variar con las condiciones del hábitat RIECHERT y LUCZAK (1982) llegan a la conclusión de que los estudios actualmente existentes no permiten obtener resultados fiables sobre la cuestión.

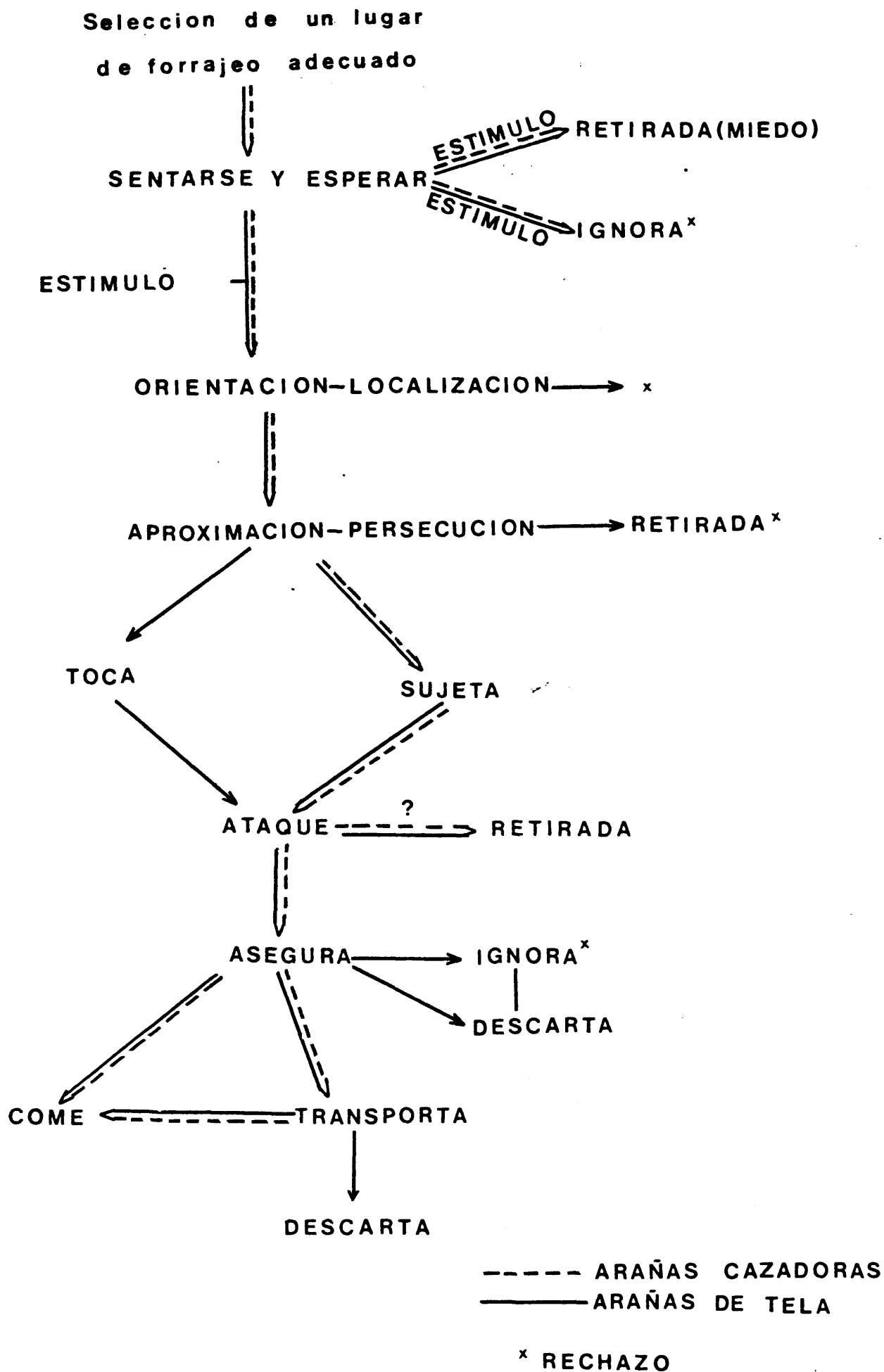
¿Por qué razón, básicamente, son las arañas predadores al acecho (predadores que usan una estrategia "Sentarse y Esperar")?. MIYASHITA (1968) y ANDERSON (1974) dan una posible respuesta a ésta pregunta: las arañas se encuentran frecuentemente bajo stress alimenticio; y, por lo tanto, la selección natural favorecería a aquéllos individuos que minimicen su gasto energético. Para minimizar el gasto energético se pueden seguir dos estrategias básicamente interdependientes: disminuir las tasas metabólicas y disminuir la actividad. Al disminuir la actividad se llega a una estrategia predatora de "Sentarse y Esperar".

Sin embargo, durante años se ha pensado en las arañas cazadoras (entre las cuales se encuentran los Lycosidae) como forrajeadores activos (BILSING, 1920; TURNBULL, 1973) que se desplazan a la búsqueda de sus presas (y de ahí la denominación de arañas-lobo). Sin embargo, parece ser que según se realizan estudios más detallados con aquéllas arañas que se pensaba que eran buscadores activos, muestran que la mayor parte de su tiempo lo pasan en una estrategia de "Sentarse y Es-

perar", v.g.: Oxyopidae y Lycosidae (RIECHERT y LUCZAK, 1982). Parece ser que solo hay tres grupos de arañas para los que existen datos comportamentales y evidencia de la dieta que documentan un modo de búsqueda activo: Salticidae, Philodromidae y Loxoscelidae.

Es evidente que el predador "que se sienta y espera" encontrará menos presas que un predador móvil, que puede buscar de forma activa un tipo específico de presa; y si su presa se encuentra en pequeñas cantidades, la araña necesitará actuar como un oportunista y atacar a cualquier tipo de presa que se ponga a su alcance, desplazando el límite normal superior de su rango óptimo.

RIECHERT y LUCZAK (1982) proponen una secuencia predatora generalizada tanto para las arañas constructoras de tela como para las cazadoras que se muestra en la página (Fig. 1); dicha secuencia comienza por la selección de un lugar de forrajeo adecuado, al que sigue un "sentarse y esperar" la llegada de estímulos adecuados procedentes de la presa, lo que desencadenaría un proceso de orientación y localización de ésta, que puede conducir o no a una aproximación-persecución, con la subsiguiente captura. Es evidente que los estímulos desencadenadores y orientadores de cada respuesta diferirán entre las arañas constructoras de tela y las cazadoras. Parece que la secuencia predatora en las arañas constructoras de tela es más larga, con mayor número de pausas, que la de las arañas cazadoras; también las técnicas de captura, v.g.: Agelenidae, Araneidae, varían con presas diferentes. En cambio, las arañas cazadoras exhiben una secuencia predatora notablemente corta e invariable como consecuencia de su mayor selectividad hacia presas dentro de un rango de tamaño limitado.



2.1.2. Secuencias de comportamiento predador en arácnidos.

A continuación vamos a presentar algunas de las secuencias de comportamiento analizadas en diversos arácnidos:

1- Escorpión (Buthus occitanus) (LE BERRE, 1979). La secuencia de ingestión de comida deducida por LE BERRE es la siguiente para éste arácnido:

ORIENTACION → PROYECCION DE PEDIPALPOS →
CAPTURA → PICADURA → MORDER →
TRANSPORTAR → ALIMENTARSE.

Entre los factores internos que LE BERRE considera que influyen sobre el comportamiento alimenticio del Buthus occitanus se encuentran:

- periodos de muda,
- durante la época de corfejo, apareamiento y cria,
- y no cita el factor interno "hambre".

También estudia qué estímulos externos son los que detecta el escorpión:

- los estímulos visuales, según el autor, no juegan un papel en la percepción de la presa,
- tienen mayor importancia para la localización de las presas las vibraciones aéreas y del sustrato,
- también intervienen estímulos químicos tanto transportados por el aire como de contacto.

2. ROBINSON y OLAZARRI (1971) en su estudio sobre el comportamiento predador de Argiope argentata determinan también las unidades de comportamiento (digamos, entre paréntesis, que LE BERRE (1979) denomina a éstos actos motores Secuencias Motoras Simples y a la unidad

más amplia en que se agrupan Actividad Temática Comportamental) y las secuencias predatoras complejas. Recordemos, ante todo, que Argiope argentata es una araña de tela. Los autores agrupan las unidades de comportamiento en 5 categorías funcionales: 1) Localización de la presa; 2) Discriminación de la presa; 3) Inmovilización; 4) Transporte; 5) Alimentación.

Se resaltaré por ser de gran interés en este trabajo que, tal como indican los autores, "la localización de la presa no implica ningún cambio conspicuo en el comportamiento de la araña, aunque ocurre un comportamiento especial, "tirar" ("plucking"), más frecuentemente si la presa está inmovil después de golpear la telaraña. (....) El comportamiento implicado en la discriminación entre tipos de presas no se ha identificado, aunque ocurre a menudo que se toca a la presa con los tarsos, y algunas veces con los pedipalpos, antes de que se inicien la mayoría de los ataques", (página 5). En cuanto a la pauta denominada "tirar" ("plucking") Y.D. LUBIN (1980) afirma que la palabra "sacudir" ("jerking"), según EBERHARD, describe de forma más adecuada los movimientos reales de las patas.

Los autores describen las siguientes unidades de comportamiento:

-TIRAR

-ENVOLVER EN TELA

-MODER

-CORTAR LA UNION DE LA PRESA CON LA TELA (CUTTING OUT)

-EXTENDER LAS PATAS, SEPARANDO LA PRESA, PEQUEÑA O LIGERA, DE LA TELA

-LLEVAR EN LAS MANDIBULAS

-LLEVAR ENVUELTA EN TELA

-MANIPULACION PREALIMENTICIA

-ALIMENTACION.

Estas unidades se ordenan en secuencias variables según el tipo de presa, diferenciando entre secuencias iniciadas por el par ENVOLVER/MORDER y las iniciadas por el par MORDER/ENVOLVER. Las primeras correspondían a las siguientes presas: grillos, saltamontes, moscas-dragón, pentatómidos, escarabajos, abejas sin aguijón (Trigona spp) y moscas. Las segundas correspondían en general a los lepidópteros.

3. LUBIN (1980) en su estudio del comportamiento predador de 4 especies del género Cyrtophora, arañas constructoras de telas, agrupa las unidades de comportamiento en las siguientes categorías:

a) Posiciones de reposo, que incluye las unidades:

-REPOSO BAJO EL CENTRO DE LA TELA

-REPOSO BAJO EL SACO DE HUEVOS

-REPOSO EN EL RETIRO

-COLGADA EN EL CENTRO DE LA TELA.

b) "tirar" ("Jerking") (correspondiente también al "plucking" de ROBINSON y OLAZARRI (1971) que consiste en un tirar rápido de los radios de la tela con el I par de patas.

c) Agitar la tela.

d) Inmovilización de la presa:

- MORDER: Según LUBIN, "la presa es agarrada en principio con las patas I, II y III, y la araña parece morder a la parte del insecto más próxima o mas rápidamente accesible. Si ésta es un ala o una pata, la araña se mueve hacia una parte mas "sustancial" del insecto.

-ENVOLVER EN TELA.

e) Separar de la tela.

f) Transporte al lugar de alimentación que puede ser realizado median-

-te los quelíceros (presas pequeñas según LUBIN) o colgando de un hilo de las espineretas.

g) Manipulación y alimentación.

4. J.E. CARICO estudia el comportamiento predador de Euryopis funebris (CARICO, 1978) considerados durante tiempo como arañas vagabundas (GERTSCH, 1949, KASTON, 1966). Según CARICO (1978) E. funebris es una araña vagabunda, pero no es una vagabunda típica, considerada por el autor como "aquella que no hace red, vaga en busca de presas e inmoviliza a sus presas con un mordisco", (página 51). Lo que diferencia a E. funebris de las arañas vagabundas típicas es que inmoviliza las presas no mediante mordedura, sino mediante seda, la cual es producida solo después de que se ha encontrado la presa (lo cual la diferencia de las arañas constructoras de tela). CARICO no expone la secuencia de actos que conducen a la ingestión de la presa, aunque sí describe éstos:
- POSICION DE DISPOSICION AL ATAQUE: Situada sobre un tronco de diversas plantas (Cercis, Syringa, Acer, Hibiscus, Lagerstroemia) con las patas estiradas.
 - ARROJAR TELA SOBRE LA PRESA: Para ésta operación se vale de las patas III y IV.
 - MORDER: Generalmente en una pata, cerca de una articulación.
 - RETIRARSE Y ESPERAR INMOVILIZACION DE LA PRESA: Según CARICO si continúa existiendo un movimiento significativo de la presa, la araña continúa arrojando seda, y después vuelve a morder.
 - SEPARACION DE LA PRESA DEL SUSTRATO Y UNION A LAS ESPINERETAS.
 - TRANSPORTE.
 - ALIMENTACION.

5. W. D EDGAR (1969) realiza una de las pocas descripciones que hemos encontrado sobre la predación en el género Lycosa; la especie por él estudiada es L. lugubris. En su trabajo el autor considera tres aspectos: la presa de L. lugubris, el método de captura y la frecuencia de alimentación. En cuanto al primer aspecto: los Dípteros, Hemípteros y Arañas constituyen conjuntamente el 85% de los organismos presa.

En cuanto al método de captura, EDGAR afirma que "las observaciones de laboratorio han confirmado que la araña espera inmóvil y captura la presa con un rápido movimiento cuando llega a su alcance. Los animales reaccionan antes a una presa que cae frente a ellos que a un organismo que camina lentamente en su campo de visión. Esto podía esperarse de un animal que captura Dípteros", (página 407). Según EDGAR, la presa es capturada mediante el I par de patas y transferido a los quelíceros.

Entre los predadores de L. lugubris se encuentran individuos de la misma especie que predan sobre etapas ninfales anteriores (hasta el 16% de los organismos presa comidos por L. lugubris consistían en miembros más pequeños de su propia especie).

En un estudio posterior EDGAR (1970) estudia el comportamiento alimenticio de otra Lycosidae, Pardosa amentata (Clerck). P. amentata se alimenta preferentemente de Dípteros (67.4%) y además el tamaño de sus presas es mayor que el de las presas de L. lugubris aunque, como indica el autor, ambas especies de arañas son de tamaño bastante similar. Además EDGAR (1970) también determinó, en días cálidos y soleados, el nº de animales que se alimentaban durante la mañana (animales recolectados entre 9.45 y 11.30 horas) y durante la tarde (13.45 y 15.30 horas); EDGAR encuentra que un número significativamente menor de ara-

-ñas se alimentaban durante la tarde. No cita datos sobre actividad de las arañas en el campo ni sobre alimentación durante las horas nocturnas. También mide el tiempo de alimentación de hembras adultas sobre Dípteros cuyo peso oscilaba de 1 a 21 mgr.; las arañas se habían mantenido sin comer (no especifica si habían sido saciadas) durante 24 horas. Encuentra una relación directa entre el peso de la presa y la duración de la alimentación, relación que es expresada mediante la ecuación de la recta $y = 3.5 + 12.38x$. EDGAR concluye que, según esta relación lineal, las arañas no estaban limitadas en la cantidad de comida extraída por la capacidad de sus estómagos.

En general, los autores que describen el comportamiento predador de la Fam. Lycosidae no informan de uso de seda para conseguir la inmovilización de sus presas; sin embargo ROVNER y KNOT (1974) habían emitido la hipótesis de que los Lycosidos que habitan sobre estratos herbáceos (Lycosa punctulata Hentz y L. rabida Walckenaer) presentan "envoltura de la presa ("prey-wrapping") como una adaptación del comportamiento predador para la retención de las presas capturadas en dichos estratos. Posteriormente, GREENQUIST y ROVNER (1976) comprobaron experimentalmente esta hipótesis en Lycosa punctulata, L. rabida y Schizocosa saltatrix y S. crassipes; lo que nos interesa de este trabajo es que observaron también el comportamiento de envoltura de la presa tras la inmovilización; las presas usadas fueron grillos y saltamontes. Los resultados fueron los siguientes: las arañas transportaban las presas con los quelíceros y caminaban con el cuerpo elevado. Ninguna de las especies usó la seda para inmovilizar la presa. En las dos especies de Lycosa, las hembras exhibían 1-5 envolturas de post-inmovilización durante el periodo de observación de 2 horas en respuesta a una presa

grande. En cambio, el comportamiento de envoltura de la presa post-inmovilización no aparecía en las especies de Schizocosa que viven en el suelo.

ROVNER (1980) discute algunas adaptaciones morfológicas y etológicas de las arañas-lobo (Lycosidae) para la captura de la presa. Este autor realiza primero, mediante cinematografía de alta velocidad, un análisis del comportamiento predador sobre grillos domésticos adultos (Acheta domesticus L.) y a continuación modifica experimentalmente algunas arañas para probar algunas hipótesis acerca de las funciones de varias adaptaciones de las extremidades. En cuanto al comportamiento predador normal ROVNER afirma que las arañas se orientan hacia estímulos vibratorios o visuales; otra pauta que describe es el salto, afirmando que las hembras de Lycosa spp pueden saltar distancias cortas para capturar presas, cubriendo tales saltos alrededor de 1.5-2 veces la longitud del cuerpo de la araña (lo cual significaría de 2.7-3.6 cm., según la longitud corporal media de 1.8 cm. proporcionada por el mismo autor). También comenta ROVNER cómo "en la mayoría de las capturas (...) los tarsos del IV Par de patas mantenían el contacto con el sustrato durante el salto". A continuación ROVNER describe las pautas de "Contacto y Retención" que implicarían, fundamentalmente, las superficies ventrales distales de las patas I y II, aunque con las presas grandes también podría ser contactada la presa con las patas III y IV. Hasta el momento de la inserción de los quelíceros, continúa ROVNER, la presa era retenida por las porciones de las patas cubiertas de pelos adhesivos. Entre las modificaciones experimentales realizadas por ROVNER se encuentra la eliminación de los pelos de las escópulas de las patas. La ausencia de éstos reducía pero no eliminaba la habilidad de las arañas para retener a los grillos.

6. Quizás las arañas solitarias sin tela más extensamente estudiadas en cuanto a su comportamiento predador han sido las arañas saltadoras (Araneae: Salticidae), de las cuales se dispone además de estudios sobre su sistema visual tanto anatómicos como fisiológicos (DUELLI, 1978, 1980; HARDIE y DUELLI, 1978; LAND, 1969a y b, 1971, 1972; YAMASHITA y TATEDA, 1976) y en relación con su comportamiento predador (FORSTER, 1982).

La secuencia predadora descrita por FORSTER (1977) para Trite auricoma incluye todas las pautas realizadas por el animal hasta el momento del salto sobre la presa, no incluyendo las actividades posteriores a la captura. La secuencia consta de 11 pautas y presenta diversas alternativas dado que FORSTER incluye no solamente aquellas observaciones que acaban en captura sino todas las "alternativas posturales que ocurren cuando a una araña se le presenta una presa" (página 60). También afirma la autora que la "secuencia total no opera como una cadena innata de comportamiento porque cada respuesta depende no solamente de las características visibles de la presa sino también de la distancia de la araña a ella" (página 61). FORSTER afirma que "el hambre es un factor significativo en la iniciación de la actividad de caza" (página 61) porque, aunque se le ofrezca diariamente presa (Drosophila) a los individuos de Trite auricoma, éstos capturan en promedio una cada tres días. Sin embargo no aporta datos propios al respecto, discutiendo solamente los resultados de GARDNER (1964, 1966) y concluyendo al respecto que "el estudio de GARNER probablemente sólo demuestre que un saltícido caza cuando está hambriento y falla en la caza cuando no lo está" (página 61).

En un estudio posterior, FORSTER (1979) analiza los mecanismos visuales del comportamiento de caza en Trite planiceps (Araneae, Salticidae). Para ello la autora consideraba la reacción de la araña-unidades de caza y respuestas de miedo- a la que se le habían tapado diferentes ojos. El comportamiento de caza se examinó en dos momentos diferentes (1-2 horas despues del tapado de ojos y despues de 24 horas del tapado de ojos) despues de taparle los ojos y a dos distancias distintas (6-10 cm y 1-5 cm). FORSTER consideró los siguientes grupos experimentales: a) ambos ojos AM; b) ambos ojos AL; c) AM derecho, AL derecho; d) AL derecho, AM izquierdo; e) un AM; f) un AL; g) ambos AL y un AM; h) ambos AM, un AL. Los resultados obtenidos eran los siguientes:

a) Ambos ojos AM tapados. No se afectaba el comportamiento de giro; en todos los tests las arañas hacían una serie de giros discretos hacia el modelo según éste daba vueltas por la arena. Al cabo de 1-2 horas de haberle tapado los ojos la aproximación del modelo a la araña provocaba respuestas de miedo; éstas disminuían en tests posteriores y aparecían respuestas de captura pero solo hacia un modelo en movimiento. Los resultados de éste experimento le hacen concluir que " parece probable que los ojos AL suministren información sobre la velocidad angular del modelo, dado que las arañas pueden variar sus saltos de acuerdo con ello. Pero los datos tambien sugieren que la araña considera como idénticos una rápida estimulación de los receptores con proximidad del modelo y lenta estimulación de los receptores con lejanía del modelo", (página 85).

b) Ambos ojos AL tapados. Aparece la respuesta de giro y de acecho, pero ésta última solo en respuesta a un modelo estacionario. No se re-

-gistraron saltos.

c) AM derecho y AL derecho. Las arañas exhibían una postura hacia un lado mientras cazaban a los modelos. Recíprocamente, los modelos estacionarios provocaban pocas reacciones de aproximación. La estimación de la distancia estaba aparentemente afectada.

d) AL derecho y AM izquierdo. En la primera prueba la mayoría de las arañas giraban y se retiraban frecuentemente con una rápida carrera lateral. Al día siguiente el 50% de las arañas perseguían el modelo, y la mayoría de ellas saltaban sobre él desde aproximadamente un centímetro. Generalmente ignoraban el modelo estacionario, aunque algunas exhibían respuestas de miedo. FORSTER considera que algunos de los saltos podían haber sido reacciones agresivas a un objeto "amenazante".

e) Un AM tapado. Al cabo de 1-2 horas todas las arañas giraban hacia el modelo a distancias de 1-10 cm, pero en muchos ejemplos la aproximación iba acompañada de respuestas de miedo. Al cabo de 24 horas las arañas mostraban una mejora en la habilidad para cazar el modelo (50%).

f) Un AL tapado. Estas arañas se comportaban como las arañas normales tanto hacia modelos en movimiento como hacia moscas vivas y en movimiento, con la excepción de que las cazas eran algunas veces sinuosas. Las arañas se aproximaban a los modelos estacionarios lentamente, y había largas pausas durante las posturas de "agachado" (crouch).

g) Ambos AL tapados y un AM tapado. La mayoría de las arañas exhibían respuestas de miedo según se aproximaba el modelo o la mosca. No se evocó ninguna otra respuesta, por lo tanto un ojo AM no puede mediar de forma independiente una secuencia de caza.

h) Ambos AM tapados y un AL tapado. La mayoría de las arañas reaccionaban con respuestas de miedo, aunque ocurrieran dos secuencias de caza

muy breves.

FORSTER (1979) discute que los ojos AL de los Saltícidos por ella estudiados tienen la capacidad de mantener a la araña sobre una trayectoria orientada por el estímulo hacia un objeto que se mueve a velocidades angulares que van desde 100/sg. a 1000/sg., mientras que los ojos AM tienen una capacidad limitada en este aspecto. Para esta autora los ojos AM median el acecho y las respuestas de captura apropiadas.

2.1.3. Predación y actividad locomotora.

La actividad locomotora puede formar parte de la estrategia predatoria de una araña, durante la cual el animal cambia de lugar de captura de las presas. Y esto puede ser así independientemente de que la araña sea una constructora de tela o una araña sin estructura sedosa en forma de tela; en el primer caso supone la construcción de una nueva tela en un lugar distinto del anterior y en el que pueda existir una mayor cantidad de organismos presa; en el segundo caso supone simplemente el traslado a un nuevo lugar del hábitat, sin construcción de tela, y en el que también puede ser superior el nº de presas. FORD (1978) ha estudiado el patrón de actividad de P. amentata y los efectos de la temperatura ambiental y la consumición de comida sobre aquélla; el patrón de actividad se midió en una arena experimental de 1 metro de diámetro; los animales se alimentaban hasta la saciedad y se pasaban por la arena experimental cuando habían pasado una semana de ayuno; se usaron diez hembras para tres situaciones que diferían en la tempera-

temperatura ambiente : 5°C, 10°C y 15°C. El intervalo de observación era de 15 minutos desde las 6.10 a las 16 horas. Los parámetros utilizados - distancia total mínima que el animal se ha movido, nº de movimientos, distancias entre lugares sucesivos, duración de la estancia en un lugar- cambian con la temperatura, de tal manera que según disminuye ésta disminuye la actividad. En un segundo experimento FORD estudió la actividad locomotora diaria y demostró que P. amentata es esencialmente un animal activo durante el día. La duración total de actividad locomotora a una temperatura de 15°C era de aproximadamente 260sg./24 h. y el autor afirma que "no existía evidencia de un forrajeo activo durante el periodo de actividad, la araña simplemente se movía de una forma aparentemente al azar, durante un breve trayecto y luego se detenía en un nuevo lugar a sentarse y esperar" (página 34).

2.1.4. Comportamiento predador en arañas sociales.

Según KULLMANN (1972) tres de las seis tareas por él propuestas como actividades colectivas realizadas por las arañas que muestran una estructura social estable están relacionadas con la predación; éstas son a) construcción de telas para capturar presas; b) captura de presas, con lo cual se puede aumentar el rango de presas posibles; y c) alimentación comunal, lo que facilita, mediante la inyección comunal de jugos digestivos, un mejor aprovechamiento de las presas.

Otra faceta del comportamiento predador se ha encontrado en arañas que presentan alimentación de la prole : la araña con crías captura insectos a los que inyecta su saliva pero ella no participa en la succión sino que ésta es realizada por las crías. Tras la muer-

-te de la madre estas arañitas pueden permanecer juntas durante algún tiempo y atacar y comer insectos de forma comunal (v.g.: Stegodyphus lineatus, S. sarasinorum, St. mimosarum).

Tambien KRAFFT (1979) considera la captura de las presas, junto con la construcción del edificio sedoso de la colonia, como las tareas que deben realizar los adultos de las especies sociales de arañas. Esta realización en común no parece ser tanto el fruto de un sistema de comunicación cuanto la modificación del universo etológico de sus congéneres por la actividad de un animal, como CHAUVIN (1971) ha demostrado en las hormigas; de esta manera puede aumentarse grandemente el rango de tamaño de la presa capturada, ya que una presa grande, luchando para escapar de la tela emitiría una gran cantidad de señales vibratorias que atraerían a un gran número de arañas.

VOLLRATH y ROHDE-ARNDT (1983) plantean una cuestión interesante a partir de un estudio de campo de la araña social Anelosimus eximius en el que observaron que no se capturan presas en una abundancia tal que permita que todos los miembros de la colonia puedan ingerir suficiente comida para la producción de huevos : algunos miembros de la colonia no deberán reproducirse. Y así parece deducirse de un estudio de laboratorio realizado a tal fin : las hembras que ponían huevos se habían alimentado durante más tiempo pero no habían participado más en la caza que las hembras que no se reproducían. Ello les lleva a discutir una posible división de las tareas comunales : consecución de comida y propagación de la colonia.

12.2. MORFOLOGIA.

2.2.1. Morfología externa.

Las arañas-lobo (Familia Lycosidae) se caracterizan por la presencia de cuatro pares de ojos dispuestos en tres líneas características (BARRIENTOS, 1978; MELAMED y TRUJILLO-CENOZ, 1971); la primera, anterior, o frontal consta de cuatro ojos dispuestos en la base de la frente (Fig. 2). La segunda línea consta de dos ojos que marcan los ángulos superiores del área frontal; la tercera línea, también de 2 ojos, se sitúa ligeramente más atrás (Fig. 2). El género *Lycosa* se caracteriza porque la separación entre los ojos de la segunda línea es muy inferior a su diámetro. De los cuatro ojos pequeños, el par medial se conoce como los "ojos mediales anteriores (AM)" y el par lateral como los "ojos laterales anteriores (AL)". De los ojos más grandes, los que están localizados en la región frontal se denominan "ojos mediales posteriores (PM)" y los que se encuentran sobre el flanco se denominan "ojos laterales posteriores (PL)".

Por debajo de la fila de ojos pequeños las arañas presentan un par de estructura llamadas quelíceros, biarticuladas, siendo el segundo segmento una "aguja" que está en relación con una glándula venenosa, que se encuentra en el cefalotórax de la araña. A los lados de ambos quelíceros aparecen un segundo par de apéndices, los pedipalpos.

Además, como todos los Arácnidos, se caracterizan por poseer cuatro pares de patas ambulatorias (que denominaremos en adelante I, II, III y IV par respectivamente), peludas y con tres uñas en su extremo.

2.2.2. Morfología interna.

2.2.2.1. Sistema circulatorio.

El sistema circulatorio es abierto y consta de corazón, vasos y

lagunas y canales, que se hallan en distintas partes del cuerpo. El corazón es de forma tubulosa, arqueado, localizado en la región anterior del abdomen; consta de 2-5 pares de ostiolos que se abren en un pericardio.

Es importante reseñar que en las arañas la extensión normal de las patas durante la locomoción se consigue parcialmente por presión de la "sangre" (BULLOCK y HORRIDGE, 1965; CARREL y HEATHCOTE, 1976). Correspondientemente algunas articulaciones de las patas tienen músculos flexores, pero no extensores. La extensión normal de la pata se consigue por una elevación moderada de presión sanguínea que alcanza los 60 mm Hg en las tarántulas. Durante una lucha o un salto se han registrado aumentos que van desde 450 a 1080 mm de Hg (CARREL y HEATHCOTE, 1976). En Lycosa fasciiventris la frecuencia cardiaca en reposo oscila entre 40-68 latidos/min. (ACOSTA y ORTEGA, 1981), mientras que el movimiento espontáneo de los miembros anteriores o de todo el animal origina un gran incremento de la frecuencia cardiaca (90-138 latidos/min.).

2.2.2.2. Sistema nervioso.

Está considerablemente condensado y localizado en el cefalotorax o prósoma. Está formado por un protocerebro y un tritocerebro; no existe deutocerebro. Las características del cerebro adulto son: el agrupamiento de los glomérulos ópticos en el extremo anterior, con conexiones entre ellos, y con el gran cuerpo central posterior. La parte media del cerebro es una masa sólida de neuropilo y, alrededor de ella, particularmente a los lados, hay un anillo de células pequeñas.

El cuerpo central es una lámina plana de neuropilo que se encuentra dispuesta transversalmente en la parte posterior del cerebro. La ma

-yoria de las fibras que entran en él son de los gánglios ópticos. En cuanto al cordón ventral en los Araneidos, forma una única masa ventral debajo del cerebro (excepto en el Suborden Mygalomorphae). De los nervios, un par grande va a los pedipalpos y uno grande y dos pequeños corresponden a cada uno de los cuatro pares de patas.

2.2.2.3. Organos sensoriales.

Entre los MECANORRECEPTORES se encuentran los órganos liriformes ampliamente distribuidos sobre la superficie del cuerpo y los apéndices. Y neuronas mecanorreceptoras en las articulaciones.

BULLOCK y HORRIDGE (1965) aseguran la presencia de QUIMIORRECEPTORES en los apéndices anteriores de las arañas; y P.P. GRASSE, R.A. POISSON y O. TUZET (1961) hablan de un órgano sensorial olfativo que está más desarrollado en los machos. Se había sugerido (DUMPERT, 1978) una función olfatoria o también hygrorreceptora para el órgano tarsal; éste órgano consiste en una capa cuticular que se encuentra debajo de la superficie en una cápsula abierta al exterior. DUMPERT (1978) ha suministrado pruebas electrofisiológicas de que el órgano tarsal de Cupiennius salei es un quimiorreceptor olfatorio. Según éste autor "solamente las células del órgano tarsal de los machos reaccionaban al olor de hembras adultas de Cupiennius con un aumento de la frecuencia de impulsos. Ni los machos ni las hembras mostraban ninguna respuesta cuando se les estimuló con el olor de machos vivos", (página 755). Nos interesa a nosotros que, siendo Cupiennius salei una araña-lobo (Lycosidae), DUMPERT (1978) afirme que "no hay reacción de los órganos tarsales al olor de la presa". Existen también pelos quimiosensitivos en el género Lycosa, descritos por FOELIX y CHU-WANG (1973) en L. punctulata Hentz. Según KRONESTED (1979) "los pelos quimiosensitivos están insertados a

-menuda más inclinados en sus alveólos que otros pelos. El eje del pelo lleva pequeñas proyecciones semejantes a espinas dispuestas espiralmente a lo largo de la mayor parte de su longitud. Sin embargo, la porción apical es lisa, algunas veces presentando surcos longitudinales superficiales, y siempre tiene una abertura distal", (página 282). KRO-NESTED (1979) concluye que "las observaciones realizadas en el presente estudio indican que, presumiblemente, la mayor parte de los pelos quimiosensitivos que se disponen dorsalmente sobre el cymbium de ciertas especies están implicados en la recepción de feromonas sexuales de contacto", (página 284). (Subrayado nuestro).

No hemos encontrado, pues, referencias bibliográficas, salvo lo apuntado por DUMPERT (1978) en relación con la posible detección olfatoria de presas por los Lycosidos.

En cuanto a la estructura interna de los ojos (MELAMED y TRUJILLO-CENOZ, 1966): cada ojo consta de una lente cornea biconvexa, un cuerpo vitro y una retina. Los ojos anteromediales (AM) tienen, además, cuatro músculos pequeños (2 por cada ojo) que son capaces de mover la retina, cambiando el ángulo entre el eje de la lente corneal y las células retinales. La retina de la araña contiene tres tipos de células: 1) las sensoriales, 2) las células pigmentarias y 3) las células de soporte. Una membrana post-retinal o cápsula ocular cubre la copa retinal. En la retina de los ojos secundarios (AL, PM, PL) (Fig. 2) siempre se ha encontrado una capa que refleja la luz -el tapetum- que consta de células densas que contienen cristales pequeños que hacen reflectante a la superficie.

En cuanto al número de células sensoriales en la retina, MELAMED y TRUJILLO-CENOZ (1966) han encontrado un número aproximado de 449 ± 28

en otras dos especies del género Lycosa, L. erythrognata Lucas y L. thorelli Keyserling. Las células fotorreceptoras de estas arañas son células sensoriales bipolares con un segmento distal corto que lleva las estructuras fotorreceptoras (los rhabdómeros) y un axón largo que acaba en el Sistema Nervioso Central. Los rhabdómeros que ocupan 2-3 caras (de las 4-5 del segmento distal de la célula) son microvellosidades estrechamente empaquetadas dispuestas más o menos perpendicularmente al camino de la luz.

La Familia Lycosidae tiene una retina móvil detrás de las córneas de sus ojos OMA (MELAMED y TRUJILLO-CENOZ, 1971); cada retina es movida por dos pequeños músculos unidos a la superficie interna de la caperuza. Las secciones transversales secuenciales del cefalotórax de L. travassosi (MELAMED y TRUJILLO-CENOZ, 1971) han permitido descubrir nervios motores que inervan los músculos retinales; éstos nervios surgen del tritocerebro, y corren horizontalmente entre los nervios ópticos de los ojos AL y AM. Pero mientras el músculo dorsal recibe un único axón motor el músculo ventral tiene una innervación triple.

Los centros visuales de las arañas se encuentran dentro de dos masas cilindro-cónicas, los lóbulos ópticos, que ocupan la región anterodorsal del cerebro. Cada lóbulo óptico (TRUJILLO-CENOZ y MELAMED, 1967) consta de dos regiones distintas: 1) el lóbulo superior, que recibe fibras exclusivamente de los ojos mediales anteriores AM; y 2) el lóbulo inferior que recibe fibras de los otros tres pares de ojos (AL, PM, PL).

Los centros visuales ocupan alrededor del 12% del cerebro total.



Distribucion de los ojos en *Lycosa fasciiventris*

2.3. ALIMENTACION.

Estudios realizados en la naturaleza (EDGAR, 1969, 1970) muestran que los Dípteros e Himenópteros entran a formar parte de la dieta alimenticia de los Lycosidae. EDGAR (1969) anota que "se afirma frecuentemente, o se supone, que las arañas-lobo son predadores activos que corren hacia su presa (SAVORY, 1928; NIELSEN, 1931; COMSTOCK, 1948; BRISTOWE, 1958) porque corren rápidamente y tienen una vista relativamente buena. Sin embargo, los Dípteros y los Homópteros saltatorios constituyen una proporción considerable de la presa de L. lugubris, de tal manera que es improbable que la especie cace activamente y coja su presa. Las observaciones de laboratorio han confirmado que la araña espera inmóvil y captura la presa con un rápido movimiento cuando llega a su alcance", (página 407). Posteriormente continúa, "si la araña falla la captura en el primer intento espera, inmóvil, hasta que la presa se mueve otra vez y luego intenta capturarla", (página 407).

En un trabajo posterior realizado sobre otro Lycosido, Pardosa amentata (EDGAR, 1970), alimentó a hembras adultas con presas de tamaño variable y encontró una relación lineal entre el peso de la presa y la duración de la alimentación, concluyendo que " las arañas no estaban limitadas en la cantidad de comida extraída por la capacidad de sus estómagos y, consecuentemente, que estaban, en todos los casos, cogiendo la cantidad máxima de comida de sus presas", (Página 490).

D. H. HAGSTRUM (1970) cita diversos estudios de laboratorio de alimentación de arañas realizados principalmente con fines fisiológicos:

- relación de la alimentación con la respiración,
- estudio del intercambio de trazadores radiactivos en diversos

momentos de la vida de la araña, entre ellos la alimentación y la reproducción.

El mismo estudio de HAGSTRUM, realizado sobre una araña de la Fam. Lycosidae Tarantula kochi Keyserling, trata de evaluar la fisiología alimenticia de esta araña.

Pero nuestro interés en la alimentación es para usarla como una variable interna (falta de alimentación), como una variable intermedia (HINDE, 1982) para el estudio de la respuesta de la araña ante presas diferentes (v. g.: moscarda y saltamontes). Ello nos introduce en el problema de la motivación; se habla de cambios motivacionales al observar que un estímulo dado no siempre produce en el animal la misma respuesta. V. SIMON (1983) que sigue a MOGENSON (1977) señala tres características que distinguen a las conductas motivadas:

- Son propositivas: se muestran aparentemente orientadas y dirigidas hacia una meta que el organismo intenta alcanzar. El logro de la meta suele tener, en condiciones normales, un carácter adaptativo y permite la supervivencia del organismo en su medio ambiente.
- Son fuertes y persistentes: esta persistencia se mantiene hasta la consecución de la meta.
- Presentan una cierta periodicidad. Es decir muchas de las conductas motivadas se repiten temporalmente con una cierta regularidad.

La búsqueda de una meta, como característica de las conductas motivadas, permite distinguir dos fases en la conducta motivada: una fase apetitiva y una fase consumatoria. La fase apetitiva se caracteriza por una disposición del organismo que le lleva a realizar una serie

de conductas de acercamiento hacia la meta motivacional; ésta fase puede mostrar una cierta variabilidad individual. La fase consumatoria sería la forma característica de reaccionar el animal frente a la meta objeto de la motivación; ésta fase presenta menor variabilidad individual, mayor estereotipación.

3. MATERIAL Y METODOS.

3.1. MATERIAL.

Lycosa fasciiventris es una araña solitaria que vive en nidos subterráneos (Fig. 3, Página 46), con una entrada de forma circular, pentagonal o, algunas veces, algo elipsoidal, de 2-3 cm de diámetro en los individuos adultos y que puede presentar o no una especie de brocal constituido por ramitas entrelazadas con seda de sus hileras. La profundidad de éstos nidos puede ser de 8-11 cm y, generalmente, son perpendiculares o algo inclinados. El biotopo suele ser herbáceo y en áreas que durante los días de sol estén bien soleadas (ORTEGA y ACOSTA, en prensa).

L. fasciiventris es una especie española de la Familia Lycosidae, perteneciente a la Sección Acribeladas del Suborden Aracnomorpha, Orden Araneidos, Clase Arácnidos.

Los individuos adultos son animales de tamaño grande, de unos 2.5 cm de longitud desde la parte anterior del cefalotórax hasta las espineretas, con un peso variable que puede oscilar entre 1.2 y 3 gramos.

Desde su nacimiento hasta la etapa adulta, L. fasciiventris pasa por una serie de etapas ninfales separadas por mudas sucesivas, en número aún no determinado con exactitud, en un proceso que parece durar al menos dos años. La reproducción suele tener lugar durante los meses de verano, tras aparecer -previas dos mudas sucesivas- los machos durante el mes de Junio y el de Julio. Trás la reproducción, y tras un lapso de tiempo aún no bien determinado puesto que en nuestro laboratorio hemos tenido hembras que capturadas en Septiembre no han puesto los huevos hasta el verano siguiente, la hembra pondrá los huevos y los envolverá en un capullo de seda construido con las espineretas y de los cuales saldrán las arañitas durante el mes de Septiembre. Durante el

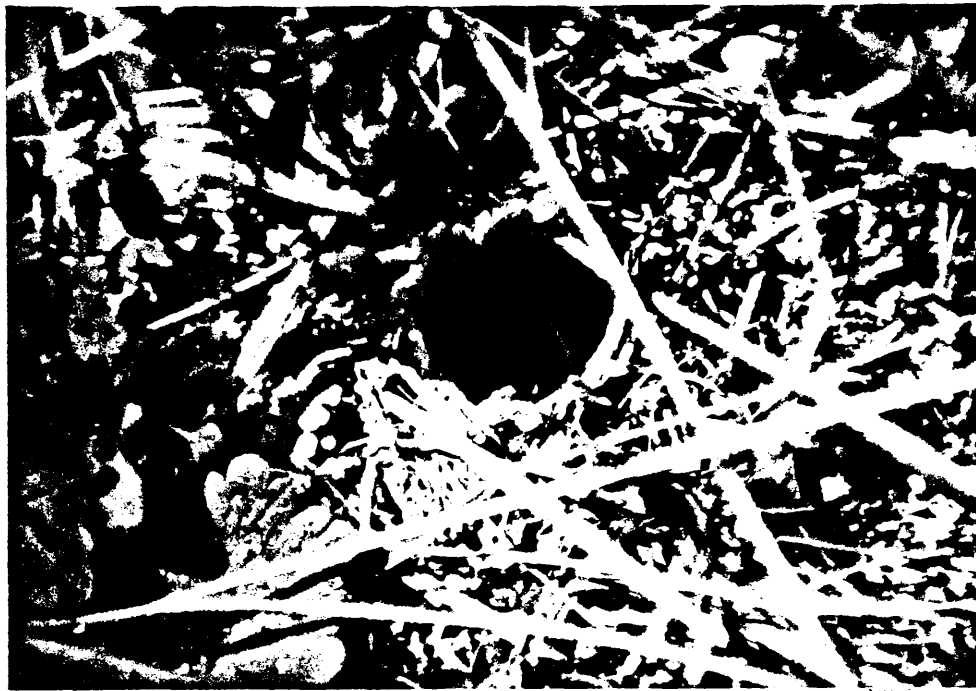


FIGURA 3.- Nidos de L. fasciiventris.

periodo reproductor es fácil encontrar machos desplazándose por el sustrato, pero no así hembras; posiblemente éstas aguarden a los machos en el nido o en el brocal de éste. Tras el periodo reproductor, los machos desaparecen de la población, bien por haber sido canibalizados por las hembras, bien porque al desplazarse son más fácilmente localizados por sus predadores y comidos por éstos; en cualquier caso, durante los meses de otoño, invierno y primavera las poblaciones están constituidas exclusivamente por hembras y subadultas (ORTEGA y ACOSTA, en prensa).

Todos nuestros estudios se han llevado a cabo en terrarios de laboratorio, de forma paralelepípedica, con unas dimensiones de 32.5x32.5x25cm., con una capa de tierra de aproximadamente 10 cm. Las arañas procedían principalmente de una población próxima al campus de la Universidad Autónoma de Madrid, y eran encerradas individualmente para evitar canibalismo. El laboratorio disponía de un fotoperiodo constante a lo largo del año de 10 horas de luz (9.00 a.m.- 19.00 p.m.) y 14 horas de oscuridad (19.00 p.m.- 9.00 a.m.); la temperatura se mantenía también a lo largo del año en $25^{\circ} \pm 5^{\circ}\text{C}$. y el suelo de los terrarios era regado dos días a la semana.

3.2. METODOS.-

3.2.1. Comportamiento predador.

Todas las observaciones sobre el comportamiento predador se realizaron en el terrario de cada animal para evitar alteraciones de su conducta debido al manejo.

Los insectos que usamos como presa fueron o bien criados en el laboratorio (en el caso de la moscarda) o capturados en el hábitat natural de la araña: saltamontes, mariposas, grillos y algunos coleópteros. La mayor parte de las observaciones se realizaron sobre la moscarda.

da y el saltamontes (100 observaciones con moscarda y 114 con saltamontes) para comparar las secuencias ante presas que diferían marcadamente por su tamaño.

Las descripciones de las unidades de comportamiento están basadas sobre observaciones directas y sobre análisis de fotografías seriadas (Cámara CANON AE1, Película VALCA PANCROMATICA 400 ASA) y de películas de video (Cámara WEGA VCC-4290, Película SONY, Dynamicron).

Las observaciones de los comportamientos predadores con cada tipo de presa se resumen en cifras en una matriz de sucesiones. Esta matriz es una tabla de doble entrada que lleva en las columnas el conjunto de "actos anteriores" (A), actos que se han observado precediendo a algún otro, y en las filas el conjunto de "actos ulteriores" (U), actos que siguen a algún otro. Sea I un acto anterior dado, y J un acto ulterior dado; la cuadrícula de columna i y fila j lleva el número n_{ij} de veces que el acto I es seguido del acto J, es decir el número de veces que se ha observado la sucesión $I \longrightarrow J$. El total de la columna I, TA_i , representa el número de veces que el acto I ha aparecido seguido de un acto cualquiera ($TA_i = \sum_j n_{ij}$); el total de la fila J, TU_j , representa el número de veces que el acto J ha aparecido precedido de un acto cualquiera ($TU_j = \sum_i n_{ij}$). T es el total de las sucesiones binarias observadas ($T = TA = TU$).

A partir de ésta matriz establecida para cada tipo de presa, se puede presentar un etograma en el que cada acto anterior está ligado a un acto ulterior por una flecha cuyo espesor es proporcional a la frecuencia de la sucesión observada.

3.2.2. Desarrollo de la predación.

Cada una de las crías de L. fasciiventris salen del capullo en el

mes de septiembre y, paulatinamente, según salen de aquél van subiendo sobre el dorso del abdomen de su madre, formando sobre ésta un recubrimiento de varias capas de individuos.

Tanto por nuestras observaciones de laboratorio como por las de campo hemos comprobado que éstas crias permanecen sobre su madre al menos hasta el mes de Diciembre. Cuando la madre caza y como una presa no hemos observado una aproximación masiva de crias hacia la región bucal de la madre como se observa en otras arañas, aunque eventualmente sí se observa la presencia de alguna arañita; también se observaba el acercamiento y manejo de los restos de la presa abandonados por la madre. Todo ello nos llevó a plantearnos la pregunta de cómo es inicialmente la reacción de las crias de L. fasciiventris ante una presa potencial y, puesto que no empiezan a independizarse hasta aproximadamente el mes de Diciembre, si éste periodo transcurrido sobre la madre tiene alguna importancia para el desarrollo de su comportamiento predador.

Se aislaron 40 crias de L. fasciiventris Dufour en tubos de ensayo de 0.7 cm de diámetro interior y 1 cm. de diámetro exterior y 9.8 cm. de longitud. Las crias procedían todas de la misma hembra, que había sido capturada mientras aún llevaba la ooteca. Las observaciones sobre el comportamiento predador de éstas crias comenzaron a los dos días de edad tras salir del capullo u ooteca, y acabaron a los 30 días de edad. Durante éste periodo de tiempo se observó su interacción con un total de 13 presas. La presa utilizada fueron moscas del género Drosophila, que se introducían en un tubo similar al descrito anteriormente, y en número de cuatro; a continuación se introducía la arañita en dicho tubo y, tras un periodo de cinco minutos, se procedía a registrar las interacciones. La observación duraba como máximo cinco minutos, contabilizan-

do el tiempo siempre que la Drosophila se encontrara a una distancia menor o igual a tres centímetros.

Las observaciones de las 13 presas conrrespondieron a los siguientes dias de edad:

DIAS	DE	EDAD	PRESA	Nº	DIAS	DE	EDAD	PRESA	Nº
	2		1		14			8	
	3		2		15			9	
	4		3		17			10	
	8		4		21			11	
	9		5		23			12	
	10		6		30			13	
	11		7						

El 18 de Diciembre de 1982 se aislaron 40 crias de L. fasciiventris, procedentes de una misma hembra, en tubos de ensayo individuales, como los anteriormente descritos. Estas crias se habían bajado ya del abdomen de la madre y empezaban a llevar una vida autónoma en el recinto en que se encontraban. Con éste grupo realizamos el mismo experimento de estudio de sus reacciones frente a 13 presas, con un intervalo entre cada presa idéntico al del grupo aislado en Septiembre. El experimento se inició el 18 de Diciembre de 1982 y finalizó el 15 de Enero de 1983; la edad de éstas crias al inicio del experimento era de unos 3 meses. Al igual que en el grupo anterior, la observación duraba como máximo 5 minutos, contando el tiempo siempre que la Drosophila se encontrara a una distancia menor o igual a 3 cm.

Trás la descripción de las pautas mostradas ante las presas potenciales realizamos una matriz de doble entrada, que es una matriz de tran-

sición, en la que se reflejan todas las transiciones intraindividuales para el conjunto de las 13 presas; es decir para cada individuo se ha escrito una secuencia de 13 actos, en el que cada uno de ellos es la reacción mostrada por esa araña a cada una de las trece presas y todas las transiciones de todos los individuos son las que aparecen reflejadas en ésta matriz.

Para saber si en ésta matriz cada acto antecedente (A) está ligado de forma significativa (ya sea positiva o negativamente) con cada acto consecuente (C), aplicamos en primer lugar una prueba de independencia entre dos caracteres cualitativos (los actos precedentes y los actos consecuentes); si no existe independencia entre ambos caracteres pasamos a analizar la relación de independencia entre cada dos pautas de comportamiento. (DOMENECH I MASSONS, 1980).

3.2.3. Papel del sistema visual en la captura de la presa.

3.2.3.1. Movimiento y predación.

En primer lugar, y basándonos en nuestras observaciones durante la confección del etograma para determinar si el movimiento es el principal estímulo (frente a posibles estímulos olorosos) en el desencadenamiento de la captura de la presa se realiza un experimento en el que a 15 arañas se colocan 3 moscas dormidas con éter etílico a una distancia media de 4 cm; para colocar las moscas se coloca delante de la araña una cartulina que impida que ésta vea la operación de depositar las presas.

En éste experimento se compararán los tiempos que las moscas están dormidas junto a la araña con los tiempos que tarda en reaccionar la araña (RECHAZA, CAPTURA, ALEJA) cuando las moscas están despiertas. El experimento se realiza durante tres días con una motivación de 2, 6 y 10 días de ayuno.

3.2.3.2. Sistema visual y predación.

Para estudiar el papel de los diferentes tipos de ojos en la captura de la presa hemos seguido el siguiente procedimiento:

- a) Un grupo de 10 individuos se observaban durante 8 días consecutivos anotando su reacción y tiempo de reacción ante una moscarda recién muerta que movíamos de forma lo más natural posible ante la araña, a una distancia de 5 cm de la punta de su I par de patas. Estas observaciones se realizaban siempre en el terrario del animal.
- b) Trás éste periodo anterior que hemos denominado CONTROL procedíamos a tapar los ojos de los animales con pintura soluble en agua PELIKAN clase 740, de color negro; éste proceso debía repetirse varios días seguidos hasta conseguir que los animales no se desprendieran con los pal-

-pos la capa de pintura.(Fig.4)..

Una vez que los ojos permanecían pintados de forma estable pasábamos al periodo EXPERIMENTAL presentando,al igual que en el periodo CONTROL,durante 8 días consecutivos una moscarda recién muerta frente a la araña y situada a una distancia de 5 cm;también anotábamos el tiempo de reacción y el tipo de reacción.

c)Tras el periodo EXPERIMENTAL,destapábamos los ojos y,también durante 8 días consecutivos (salvo en el grupo MA-LA tapados),observábamos la reacción y el tiempo de reacción frente a la moscarda en la situación anteriormente anotada.

En todas las situaciones,tanto CONTROL,EXPERIMENTAL como POST-EXPERIMENTAL,el periodo máximo de observación era de 2 minutos.



FIGURA 4.-Aspecto de L. fasciiventris con ojos PM-PL tapados.

3.2.4. Estímulos visuales captados por el predador.

Para intentar dilucidar algunos de los estímulos visuales que pueden ser tenidos en cuenta por las hembras adultas de L. fasciiventris en su discriminación visual de una presa potencial hemos realizado un experimento en el que, usando modelos en cartulina blanca, hemos estudiado el papel de tres componentes diferentes del objeto percibido: el tamaño, la forma y el color. Hemos dejado fuera de éste experimento el componente "velocidad del objeto" por dificultades técnicas de realización del experimento pero es nuestra intención realizar más adelante un análisis más complejo de la situación estimular en la que se incorpore éste componente.

Los modelos presentaban todas las combinaciones de las tres características citadas: tamaño, forma y color, cada uno de los cuales presentaba a su vez tres posibilidades:

- a) Tamaño: Usamos tres tamaños distintos, medidos por la superficie del modelo: 1 cm^2 , 2 cm^2 y 3 cm^2 .
- b) Forma: Usamos triángulos, cuadrados y círculos.
- c) Color: Para los colores usamos pinturas Pelikan, clase 740 de color naranja, amarillo y azul.

Así pues, disponíamos de 27 modelos. Usamos 20 arañas, situadas en sus propios terrarios y se presentó cada modelo una sola vez por araña, con el fin de evitar la posibilidad de condicionamiento, de tal manera que había un total de $27 \times 20 = 540$ presentaciones. Las presentaciones de los modelos se realizaron al azar, adjudicando a cada modelo un número y extrayéndolo de un recipiente donde se disponen todos los números.

Como respuestas comportamentales frente al modelo hemos considera-

-do las siguientes:

ALEJARSE: el animal, bien andando o bien corriendo, aumenta la distancia que le separa del modelo,

CAPTURA: tal como la hemos descrito en el apartado de descripción del etograma,

AMENAZA: consiste en el levantamiento del I par de patas y, en algunos casos, la realización de movimientos de vaivén realizados con todo el cuerpo hacia el modelo,

CONTROLA CON I PAR: consiste en golpear el modelo de forma repetida con el I par de patas,

NO REACCIONA: no se produce ninguna modificación postural o de movimiento de la araña.

Hemos de indicar que en todos los casos el modelo se colocaba a una distancia de 3 cm de la araña, que es una distancia óptima de captura en éste arácnido; también tomábamos el tiempo que tardaba la araña en responder al modelo.

Según DOMENECH (1980, página 221) "la estrategia general de análisis de relación entre más de dos caracteres es hacer los cálculos para niveles constantes de los otros caracteres". Y así lo hemos realizado nosotros para los tres caracteres o factores usados en nuestros señuelos. Para ello obtenemos los chi-cuadrado de relación entre dos de los factores, manteniendo constante cada uno de los niveles del otro factor y finalmente para la suma de los resultados de dicho factor.

También hemos realizado un análisis de correspondencias en el que consideramos 8 variables: CAPTURA en un tiempo menor o igual a 6 segundos; CAPTURA en un tiempo mayor de 6 sg.; ALEJARSE en un tiempo menor o igual a 6 sg.; ALEJARSE en un tiempo superior a 6 sg.; AMENAZA en un

tiempo menor o igual a 6 sg.;AMENAZA en un tiempo superior a 6 sg.;CONT
TROL CON I PAR en un tiempo menor o igual a 6 sg.;CONTROL CON I PAR
en un tiempo superior a 6 sg.Este tipo de análisis nos permite visua-
lizar más detalladamente la relación entre las pautas de comportamient
o y las características de los señuelos.

3.2.5. Influencia del ayuno sobre la responsividad a dos presas:
moscarda y saltamontes.

3.2.5.1. Ayuno y actividad locomotora.

En ésta parte de nuestro estudio hemos investigado primero la influencia del ayuno sobre la actividad locomotora de las arañas. Para ello, mediante unas células fotoeléctricas situadas en el camino de salida del nido, medimos el nº de veces que el propietario de dicho nido atraviesa en un sentido u otro el rayo de luz de dicha célula fotoeléctrica. Esta actividad la medimos en dos momentos del día: de 12.00 a.m. a 18.00 p.m. y de 19.00 p.m. a 9.00 a.m.; se mide durante diez días consecutivos, tanto en situación de ayuno como en situación de alimentación con una moscarda/día.

3.2.5.2. Ayuno y respuesta a la presa.I.

Un segundo experimento encuadrado en éste aspecto de nuestro estudio ha consistido en: Se alimentan ad libitum un grupo de 8 animales de los mantenidos en nuestro laboratorio; se les deja un día sin comer (nivel 1-H de nuestra nomenclatura) y al segundo día se les da de comer, midiendo la cantidad de moscarda (o saltamontes) comida como diferencia entre el peso de ésta suministrado y el peso de los restos abandonados; suponemos que el animal vuelve a estar en situación de alimentación "ad libitum" y se le deja 2 días sin comer (nivel 2-H) y al tercero se les alimenta hasta que rechazan el alimento midiendo también la cantidad de moscarda (o saltamontes) comido; y así sucesivamente hasta 10-H.

Durante los días inter-alimentación se estudiaba la respuesta a la presa (moscarda o saltamontes) dentro del terrario de cada araña considerándose las siguientes categorías de respuesta: CAPTURA, CAPTURA FALLIDA, RECHAZA y ALEJA; y se medía la distancia de reacción y el án-

-gulo de reacción.

3.2.5.3. Ayuno y respuesta a la presa.II.

El último experimento de ésta parte de nuestra investigación ha consistido en observar la reacción de 10 arañas saciadas, durante los días pares hasta el veinteavo día de ayuno, frente a:

- a) una moscarda y un saltamontes presentados simultáneamente a una distancia de 3 cm y a ambos lados del eje longitudinal del cuerpo de la araña.
- b) una moscarda situada a una distancia de 3 cm y en el eje longitudinal del cuerpo de la araña,
- c) un saltamontes situado a una distancia de 3 cm y en el eje longitudinal del cuerpo de la araña.

La situación a), de elección entre ambas presas, una grande y otra pequeña, se presentaba siempre en primer lugar, mientras que las situaciones b) y c) se balanceaban a lo largo de los días, de tal manera que si un día se había presentado primero la moscarda, al día siguiente se presentaba primero el saltamontes.

Las respuestas consideradas en las arañas fueron: CAPTURA, AMENAZA CONTROL CON I PAR y ALEJA. También se anotó el tiempo de reacción. El experimento se repite 2 veces y durante él se mantiene a las arañas el suministro de agua aproximadamente cada 5 días.

3.2.6. Pelos escopulares de las patas y captura de presas difíciles.

Los estudios sobre la función de los pelos escopulares realizados hasta la fecha lo han sido en una situación bastante artificial: ausencia de posibilidad de mordedura por parte de la araña y ausencia del factor sorpresa en la respuesta de la araña, al encontrarse ésta en una arena experimental. Nosotros hemos observado el comportamiento predador de arañas sin pelos escopulares, con posibilidad de mordedura (sin tener los quelíceros fijados, como en el estudio de ROVNER, 1980) y situados en su terrario habitual, con posibilidad de usar el nido y por lo tanto de sorprender a la presa. Creemos que éste tipo de observaciones es complementario de las realizadas por ROVNER, puesto que responden a una situación más natural.

El estudio ha usado como presa saltamontes de 3 cm de longitud, capturados en el hábitat natural de L. fasciiventris.

Utilizamos 7 arañas afectadas, de las cuales tenemos un total de 17 observaciones con las patas sin escópulas. Consideramos que los resultados de éste experimento pueden ser orientativos a la espera de un estudio más amplio. Todas las interacciones predador-presa se filmaron en video y se analizaron posteriormente cuadro por cuadro.

3.2.7. Métodos estadísticos.

En la descripción del etograma de L. fasciiventris, para estudiar si una pauta de comportamiento determinada era seguida (o no) de manera significativa por otra (s) pauta (s) aplicamos una prueba de comparación de una repartición observada a una repartición teórica (DOMENECH I MASSONS, 1980), y las divergencias entre los efectivos observados y los calculados se miden mediante el índice

$$\chi^2 = \frac{(n_o - n_c)^2}{n_c}$$

Cuando las divergencias negativas son significativas consideramos que es una transición inhibitoria (LEWIS y GOWER, 1980) y cuando son positivas consideramos que es una transición directiva.

Para el estudio de las transiciones comportamentales en la respuesta de las crías de L. fasciiventris a Drosophila, hemos agrupado todas las secuencias intraindividuales en una única matriz de transición, la cual reducimos a sucesivas tablas de contingencia de 2x2, alrededor de la celdilla relevante de la matriz (RECHTEN y FERNALD, 1979). Los valores esperados para ésta matriz reducida se obtienen mediante la fórmula: total de la fila x total de la columna/ gran total, y se comparan con las frecuencias de transición observadas mediante un test de χ^2 con 1 grado de libertad.

En el estudio de la modificación del comportamiento predador al alterar el sistema visual de la araña hemos usado el ANOVA de dos factores de efectos fijos sin repeticiones para estudiar cómo se modifica el tiempo de reacción de la araña mediante la alteración experimental. Para la comparación día a día de los tiempos de reacción de la situación

CONTROL, EXPERIMENTAL y POST-EXPERIMENTAL hemos usado el test no paramétrico de Wilcoxon de comparación de dos grupos con datos apareados.

El análisis de los datos del experimento con modelos se ha realizado en primer lugar obteniendo los chi-cuadrado de relación entre dos de los factores, manteniendo constante cada uno de los niveles del otro factor y, finalmente, para la suma de los resultados de dicho factor (DOMENECH I MASSONS, 1980). Sin embargo, éstos tipos de análisis no nos suministran una visión global de las relaciones entre los comportamientos manifestados por las arañas y los modelos o señuelos; para ello aplicamos un análisis de correspondencias (LEGENDRE y LEGENDRE, 1979) en el que usamos como variables las conductas y como observaciones los modelos.

El análisis de los datos del experimento "Influencia del ayuno sobre el comportamiento predador" ha usado ANOVAS unifactoriales para estudiar cómo se modifica la proporción de capturas con los días de ayuno y cómo se modifica la proporción de respuestas realizadas a una distancia menor o igual de 3 cm con los días de ayuno. Para la comparación de las medias de los niveles del factor usamos el test de Student-Newman-Keuls.

En cuanto a las medidas de correlación hemos usado el coeficiente de correlación

$$r_{xy} = \frac{(\sum (x_i - \bar{x})(y_j - \bar{y}))}{\sqrt{(\sum (x_i - \bar{x})^2)(\sum (y_j - \bar{y})^2)}}$$

o el coeficiente de correlación no paramétrica de Spearman.

4. RESULTADOS

4.1. DESCRIPCION DE LAS PAUTAS PREDADORAS Y DE LAS SECUENCIAS CORRESPONDIENTES.

4.1.1. Secuencias predadoras con moscarda.

Se han observado 100 secuencias predadoras de L. fasciiventris sobre moscarda.

Las pautas de comportamiento (salvo la unidad "REPOSO") pueden agruparse como pertenecientes a cuatro categorías funcionales:

1. Localización de la presa. Consiste en la localización de la presa dentro del área próxima a la araña.
2. Contacto e inmovilización de la presa. Consiste en la inmovilización de la presa mediante "mordedura" y "abrazo" o solamente "mordedura", tras haber saltado sobre ella.
3. Transporte de la presa. Consiste en el transporte de la presa desde el lugar de captura al sitio en que va a ser ingerida.
4. Ingestión. Consiste en la licuación, mediante jugos gástricos excretados, de la presa y la introducción de los productos alimenticios producidos.

1. En cuanto a la primera categoría funcional, "localización de la presa" no se ha observado ningún cambio conspicuo en el comportamiento de la araña, salvo cuando ya ha saltado sobre la presa o corrido tras ella.

Sin embargo en varias secuencias se observa:

- a) Una orientación de la araña hacia la presa, denominado en adelante "ORIENTACION", consistente en una redistribución de la posición de las patas de la araña, fundamentalmente el I y II par, dirigidas hacia la posición de la presa, buscando una orientación del eje axial del predador hacia la presa.

b) Una transición de la postura que hemos denominado "REPOSO" a la que hemos denominado "ERGUIDA", que presupone un mayor dominio del campo visual y una disposición a caminar, bien para capturar una presa, para rechazarla o alejarse, dependiendo de su motivación.

Cuando la araña se encontraba dentro del nido y una presa se movía por los alrededores del brocal (sin que aparentemente fuera percibida visualmente por el predador) la araña salía rápidamente hacia el brocal, esperando nuevos movimientos de la presa para localizarla visualmente y a continuación intentar la captura; ello quiere decir que, probablemente, L. fasciiventris pueda percibir táctilmente movimientos vibratorios de las presas en los alrededores de su nido, movimientos que serán transmitidos a través de alguno de los numerosos hilos de seda que recubren aquél; en otras ocasiones el brocal presentaba zonas más translúcidas que, aparentemente, permitían que la araña pudiera distinguir la presencia de una presa en aquél, sin que la presa detectara a su vez, al predador.

Las pautas de comportamiento que hemos usado son las siguientes(Fig.5)

A. PRECAPTURA.-

A.1. Reposo. No es una pauta de comportamiento exclusiva de la secuencia predadora ya que suele ser la postura más frecuentemente adoptada por la araña a lo largo del día. En ésta postura el animal se encuentra con la parte ventral del cuerpo en contacto con el sustrato y las patas estiradas, casi completamente las del I par y más encogidas las de los pares II, III y IV. Los palpos también están, generalmente, en contacto con el sustrato.

Esta postura la pueden adoptar fuera del nido o en el interior de

él. En el terrario, el reposo fuera del nido lo hacen generalmente junto a la pared, con el I par de patas dirigido hacia delante, así como el II, mientras que el III adopta un ángulo de unos 135° y el IV está dirigido hacia atrás, (Fig. 5).

A.2. Erguida. En ésta postura el animal presenta su superficie ventral separada del sustrato una distancia variable, no superior generalmente a 1 cm, presentando los primeros artejos de las patas una disposición casi horizontal. Los palpos, generalmente, están separados del sustrato y pueden estar plegados o estirados (es decir con el artejo final dirigido hacia la zona ventral del animal o hacia el sustrato) o una combinación de ambos.

Esta postura puede presentarse antes de la captura, como transición hacia la locomoción, o después de la captura, previa al transporte de la presa al lugar de la ingestión. También se ha observado cuando L. fasciiventris no captura, permitiendo el paso de la presa por debajo de la araña. Se ha observado muy acentuada por ejemplo frente al grillo campestre.

Cuando adopta ésta postura tras la captura comprobamos:

- que la pata IV derecha o izquierda aparece estirada, mientras que los tres primeros pares aparecen plegados hacia la araña, pero sin llegar a quedar por debajo de su cuerpo. Si la araña se encontraba en el brocal del nido, la pata IV que aparece estirada suele permanecer en contacto con el borde del brocal y, por lo tanto, podría servir a la función de mantener un contacto con el lugar de residencia, aunque repetidamente hemos observado que L. fasciiventris sabe regresar rápidamente a su nido desde distancias desde al menos de 5 cm.

- los palpos están plegados y alguno de ellos en contacto con la presa.
- el tarso del I par queda en contacto con el cuerpo de la presa.

B. CAPTURA.-

B.1. Salta. Patrón motor en el que la araña se impulsa con el IV par hacia la presa, adelantando a su vez el I y II par hacia ella, formando una especie de embudo tras ésta, que permite que la araña la muerda. Los palpos también se adelantan para contactar con la presa. En caso de que la presa no se aproxime frontalmente sino lateralmente, la araña también se impulsa con el IV par y utiliza el II y III par para llevar a la presa hacia los quelíceros.

B.2. Muerde. Trás saltar hacia la presa, ésta es cogida por los quelíceros, que pueden abrirse y cerrarse varias veces, cambiando de posición con una finalidad posible de trituración de la presa. Esta repetición de la mordedura ocurre sobre todo cuando la moscarda zumba mucho. Mientras muerde, los palpos están contactando continuamente con la presa, permitiendo el cambiar la posición de la mordedura.

No se ha encontrado ninguna zona especial del cuerpo de la presa en la que ésta sea mordida más frecuentemente. Sí se ha comprobado que si la mosca continúa zumbando se cambie varias veces de mordedura. Si la presa es mordida en una pata o un ala, la araña suele cambiar la posición del mordisco hacia el tórax o abdomen de la presa.

B.3. Patas plegadas. Mientras la araña está mordiendo la presa, el I, II y III par de patas se pliegan hacia aquélla, mientras que el IV par se mantiene estirado, bien en contacto con el sustrato, bien

dirigido hacia arriba. En ocasiones la araña queda, junto con su presa, apoyada sobre un lado o completamente apoyada sobre su dorso. Esta pauta de comportamiento se ha observado principalmente con presas de tamaño grande (grillo, saltamontes) o cuando, tras un fuerte periodo de privación alimenticia, la araña se encuentra débil y, entonces lo mostrará incluso ante una presa pequeña (moscarda).

C. POST-CAPTURA.-

C.1. Transporte. La araña, con la presa en los quelíceros y con los palpos contactando con ella bien por debajo, bien en los lados se desplaza "Erguida" por el sustrato.

El transporte no siempre constituye un desplazamiento efectivo por el sustrato sino que en ocasiones es solamente una acomodación sobre el lugar en que la araña ha capturado la presa. El transporte lo realizan tanto las arañas que tienen nido como las que no lo han construido (en el terrario); y en el caso de las arañas que tienen nido, el transporte no siempre se realiza para introducirse en aquél. Nunca se ha observado transportar la presa colgando de las espineretas.

C.2. Ingestión. En una postura generalmente "Erguida" el animal permanece inmóvil moviendo solamente los quelíceros y palpos, cambiando la presa de posición.

El I par de patas suele estar adelantado, en paralelo al eje longitudinal del cuerpo y flexionado hacia la presa, comprobándose en numerosas observaciones que las puntas de éste I par no reposan sobre el sustrato; los demás pares de patas tienen una posición variable.

Al finalizar la ingestión se abandonan los restos indigeribles de la presa depositándolos sobre el sustrato o sacándolos fuera del nido, y éstos restos son depositados mediante movimientos rápidos y repetidos de los palpos hacia el sustrato.

Las posturas durante la ingestión son muy variables. Hemos observado individuos que a menudo comían la presa situados verticalmente sobre uno de los bebederos y siempre con su pata IV derecha estirada. Si la ingestión se realiza en el interior del nido, la araña suele disponerse en posición invertida, es decir con el abdomen hacia la entrada de aquél.

C.3. Abandono de restos. Los restos se dejan caer de los quelíceros y se producen movimientos de vaivén de los palpos hacia los restos y hacia el cuerpo del animal.

El abandono de restos lo realiza el animal, si la ingestión se produce fuera del nido, generalmente en el mismo lugar donde ha ingerido la presa; si la presa se ha ingerido dentro del nido, hemos observado que, generalmente, los restos son sacados del interior del nido, aunque también hay arañas que los dejan dentro del nido.

C.4. Limpieza de piezas bucales. Sigue inmediatamente al abandono de los restos de la presa y consiste en movimientos de penetración de los palpos entre los quelíceros, de manera alterna y también elevando los palpos y llevándolos hacia los lados de la "cabeza", convergiendo sobre los ojos mediales posteriores (PM). La limpieza de piezas no se limita, sin embargo, a sus piezas bucales, sino que también se realiza limpieza de los apéndices locomotores. No obstante, la limpieza de éstos se ha observado durante todo el día y no siguiendo necesariamente a la ingestión de una presa.

Las siguientes pautas de comportamiento son exhibidas por L. fasciiventris cuando su motivación predadora es baja por diversas razones:

Rechaza. Bajo ésta denominación incluimos dos tipos de patrones motores

- Cuando el animal está saciado y, al acercarse una presa, levanta las patas delanteras (I par) manteniéndolas a un nivel horizontal o sobre éste nivel; o si la presa llega al contacto táctil, el realizar un movimiento brusco de la pata con la que ha contactado, que produce generalmente el que la presa se aleje. Esta última pauta de comportamiento también la hemos denominado "Control con I par".

- Cuando el animal tiene hambre pero la presa es de gran tamaño, por ejemplo un grillo de campo, generalmente también se realiza algún tipo de exhibición con el I par, generalmente del mismo tipo que el citado en el punto anterior.

Aleja. La araña, ante la aproximación de la presa, que llega o no al contacto táctil, se desplaza en dirección contraria que la de la presa potencial.

En las páginas siguientes mostramos algunas fotos de las pautas que acabamos de describir. Obsérvese cómo en las fotos cuyos pies respectivos son "salta y muerde" y "patas plegadas" se observa que la pata IV izquierda queda siempre estirada y, en estos casos, en contacto con partes del brocal del nido. Ello es algo bastante constante en el comportamiento predador de L. fasciiventris.

patas plegadas



reposo



FIGURA 5.- Algunas pautas predatoras de Lycosa fasciiventris.

transporte



salta y muere





Transporte



FIGURA 5.- Algunas pautas predadoras de Lycosa fasciiventris.



Transporte



In estión

Ingestion



Ingestion



FIGURA 5.- Algunas pautas predadoras de
Lycosa fasciiventris.

Abandono de restos. Limpieza de
lezas bucal



Ingestion



	RE-ER	S	M	Co	ppl	ERG	T	Int.N	I	O	TOTAL
RE-ER											
S	44			42						11	97
M	4	96									100
Co	26									16	42
ppl			23								23
I par par.Erg			77		23						100
T						71					71
Int.N							33				33
I						29	39	32			100
O	27										27
TOTAL	101	96	100	42	23	100	72	32		27	593

TABLA 1. Matriz de sucesión (columnas: actos antecedentes; filas: actos consecuentes) del comportamiento predador ante la moscarda.

Planteandonos la hipótesis de la adaptación de las frecuencias observadas a unas frecuencias especificadas, que en nuestro estudio es el caso de que las frecuencias esperadas sean las mismas, obtenemos los siguientes resultados :

1. A la pauta REPOSO-ERGUIDA (RE-ER) le siguen cuatro pautas posibles: ORIENTACION, SALTAR, MORDER, CORRER; al aplicar un chi-cuadrado obtenemos que la diferencia es significativa ($\chi^2 = 32.28, p < 0.001$).

2. A la pauta SALTAR le sigue de forma exclusiva la pauta MORDER.

3. Tras MORDER la araña puede pasar a la postura de I PAR PARALELO-ERGUIDA o a la de PATAS PLEGADAS; pues bien, en el caso de la moscarda la postura de MORDER es seguida significativamente ($\chi^2 = 29.16, p < 0.001$) por la de ERGUIDA.

4. Tras haber mordido a la presa y pasar a la postura de ERGUIDA (directamente o a través de PATAS PLEGADAS) la araña puede transportar la presa o ingerirla en el mismo lugar; obtenemos en nuestras observaciones que el TRANSPORTE está ligado significativamente a ERGUIDA ($\chi^2 = 17.64, p < 0.001$).

5. A su vez, tras el TRANSPORTE, la araña puede trasladarse al INTERIOR DEL NIDO o a cualquier otro lugar del terrario y realizar la INGESTION. Cuando se aplica un chi-cuadrado a las frecuencias de sucesión se comprueba que la diferencia no es significativa ($\chi^2 = 0.5$).

De las 50 arañas, 19 habían construido nido en el terrario, en el sentido correcto de aquél, es decir una cavidad cilíndrica de profundidad variable con un brocal de seda y ramitas; el resto, 31, no construyeron nido aunque solían usar casi siempre el mismo lugar como sitio de reposo.

De nuestras observaciones no se deduce que el TRANSPORTE esté li
gado significativamente a desplazarse al interior del nido o a cual-
quier otro lugar del terrario. Parecía más probable el transporte al
interior del nido cuando la presa había sido cazada en el brocal de
éste o en sus proximidades.

TABLA II.-Número de veces que las arañas reaccionaban a la distancia especificada (filas) y forma de aproximación de la presa (moscarda) (columnas).

	FRONTAL	LATERAL	POSTERIOR	TOTAL
CONTACTO	5	9	8	22
3 cm.	27	9	1	37
5 cm.	17	5	0	22
>5 cm.	8	9	2	19
TOTAL	57	32	11	100

4.1.2. Secuencias predatoras con saltamontes.

Las pautas predatoras mostradas por L.fasciiventris ante el saltamontes son esencialmente las mismas que las mostradas ante la moscarda (Fig.5, Fig.6).

En este etograma existe una nueva pauta motora que hemos denominado TOCA CON I PAR, consistente en aproximación del predador a la presa y, antes de morder, colocar durante breve periodo de tiempo, generalmente no sobrepasando los 2 segundos, el último artejo del I Par sobre el cuerpo del saltamontes. Como se observa en la matriz de doble entrada, esta pauta motora la hemos observado sólo en 4 ocasiones, 3 siguiendo a la pauta CORRER y 1 siguiendo a la pauta ORIENTACION.

Las transiciones CORRER \longrightarrow REPOSO-ERGUIDA y SALTAR \longrightarrow REPOSO-ERGUIDA, que no aparecían en el etograma de la moscarda, corresponden a capturas fallidas, debido a que el saltamontes ha saltado lejos de la araña; en cualquier caso se observa que corresponde a una fracción muy pequeña.

1. Se observa en este etograma (TABLA III) que existe una mayor probabilidad de que a las pautas REPOSO-ERGUIDA le siga SALTA que CORRE (60% y 20% de las transiciones, respectivamente). La diferencia entre que REPOSO-ERGUIDA sea seguida por CORRER, SALTAR, MORDER u ORIENTACION es significativa ($\chi^2 = 83.82, p < 0.001$).

2. La pauta MORDER es seguida de forma significativa por la pauta PATAS PLEGADAS ($\chi^2 = 28.96, p < 0.001$)

3. La pauta motora I PAR PARALELO-ERGUIDA es seguida preferentemente por la pauta TRANSPORTE ($\chi^2 = 15.68, p < 0.001$).

De los 50 animales usados en este estudio, había 14 sin nido y 36 con nido, es decir un 28% del primer tipo y un 72% del segundo tipo. Ello no parece estar de acuerdo con lo que ocurre tras el transporte de la presa tras ser cazada, ya que se observa que aproximadamente el 50% se

realiza al interior del nido y el otro 50% a cualquier otro lugar del terrario, es decir que varios de los animales que presentaban nidos no han transportado la presa a su interior. Parece que habría una mayor tendencia a transportar al interior del nido si la araña se encontraba originalmente cerca de la entrada del nido.

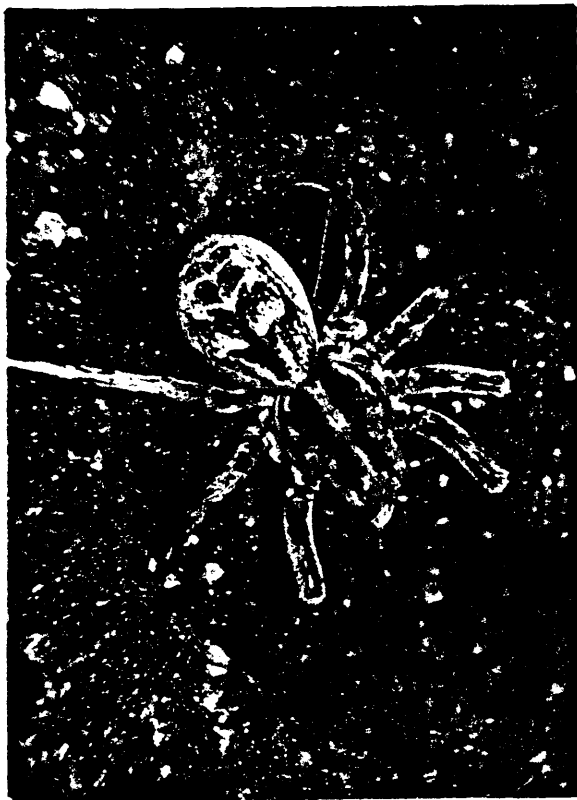


FIGURA 6.- Algunas pautas predadoras de
Lycosa fasciiventris.



Patas plegadas



FIGURA 6.- Algunas pautas predadoras de Lycosa fasciiventris.



Patas plegadas



Transporte



FIGURA 6.- Algunas pautas predadoras de Lycosa fasciiventris.



Ingestion

	RE-ER	S	M	CO	Ppl.	I Par	T	Int.N.	I.	O	Toca con I Par	Total
RE-ER		2		9							2	13
S	68			16						13	2	99
M	1	97										98
CO	23									8		31
Ppl.			75									75
ERG-I Par.par			22		75							97
T						68						68
Int.N.							35					35
I						29	33	35				97
O	22											22
Toca con I par				3						1		4
Total	114	99	97	28	75	97	68	35		22	4	639

TABLA III. Matriz de sucesión (columnas: actos antecedentes; filas: actos consecuentes) del comportamiento predador ante el saltamontes.

TABLA IV.-Número de veces que las arañas reaccionaban a la distancia especificada (filas) y forma de aproximación de la presa (saltamontes) (columnas).

	FRONTAL	LATERAL	POSTERIOR	TOTAL
CONTACTO	16	15	9	40
3 cm.	24	10	4	38
5 cm.	7	2	3	12
> 5 cm.	6	3	1	10
TOTAL	53	30	17	100

En la Tabla V hemos analizado la hipótesis nula que la variable "diferente tipo de presa" y la variable "comportamientos que siguen a REPOSO-ERGUIDA" son independientes. Hemos aplicado el estadístico X^2 , que es igual a 6.88 y, por lo tanto, aceptamos dicha hipótesis nula, que la respuesta inicial de las arañas hacia las presas es independiente de su tamaño.

TABLA V.-Número de veces que el comportamiento precedente es seguido por los comportamientos consecuentes (columnas) en ambas secuencias predadoras (grupo moscarda y grupo saltamontes).

REPOSO-ERGUIDA ↑ COMPORTAMIENTO PRECEDENTE	ORIENTACION	CORRER	SALTAR	MORDER
GRUPO MOSCARDA	27	26	44	4
GRUPO SALTAMONTES	22	23	68	1

En la Tabla VI hemos analizado la hipótesis nula de que la variable "diferente tipo de presa" y la variable "comportamientos que siguen a morder" son independientes. Como $\chi^2 = 58.12, p < 0.001$, rechazamos la hipótesis nula, lo que significa que "MORDER" es seguido principalmente por PATAS PLEGADAS cuando la presa es grande y por ERGUIDA cuando la presa es pequeña.

TABLA VI.-Número de veces que el comportamiento precedente es seguido por los comportamientos consecuentes (columnas) en ambas secuencias predadoras (grupo moscarda y grupo saltamontes).

MORDER ↑ COMPORTAMIENTO PRECEDENTE	PATAS PLEGADAS	ERGUIDA
GRUPO MOSCARDA	23	77
GRUPO SALTAMONTES	75	22

4.1.3. Secuencias predatoras con otras presas.

Otras presas estudiadas por nosotros, aunque no hemos llegado a realizar las 100 observaciones han sido las siguientes: Mariposas diurnas, mariquitas (*Coccinella 7-punctata*) y un Vertebrado (Anfibios, sapo). La respuesta a las mariposas diurnas, de las que realizamos 50 observaciones, se asemeja fundamentalmente al etograma de L. fasciiventris frente al saltamontes. Frente a la mariquita hemos observado las siguientes reacciones:

a) TOCAR CON PALPOS —————> ABANDONAR

b) MUERDE —————> ABANDONA —————> PEGA ZONA BUCAL AL SUSTRATO

En cualquier caso ninguna de las mariquitas suministradas por nosotros a L. fasciiventris han sido ingeridas y en caso de haber sido mordidas han sido abandonadas inmediatamente y, a continuación, el predador ha pegado su zona bucal al sustrato. Esta pauta de PEGAR ZONA BUCAL AL SUSTRATO, consistente en aplicar la zona de quelíceros y zona posterior al sustrato, llegando en ocasiones a observarse la emisión continua de líquido, fué observada por primera vez con ésta presa. La reacción puede ser debida al sabor amargo de éstos insectos (CHINERY, 1977).

En cuanto al sapo, al encontrar a finales de Mayo ejemplares de 1 cm, en el biotopo de la araña, se los suministramos a los ejemplares de nuestro terrario, para comprobar si podrían ser una presa potencial de L. fasciiventris en su hábitat natural. Con ésta presa, como con la anterior, tras morder, la araña la abandonaba y pegaba la zona bucal al sustrato.

Estas reacciones nos permiten suponer no solamente que L. fasciiventris difícilmente incluirá en su dieta éstos animales, sino también la existencia en su secuencia predatora de estímulos (y, por lo tanto,

receptores) químicos que van a determinar que dicha secuencia continúe.

4.2. DESARROLLO DE LA PREDACION.

Durante el periodo de observación murieron 7 crías repartidas en los siguientes días de edad: 3º (2 crías); 4º (1 cría); 8º (2 crías); 11º (1 cría) y 30º (1 cría).

Durante el periodo de 30 días, y con 13 interacciones diferentes, ~~de~~ todas las arañitas que sobrevivieron a los 30 días, 7 (21%) no capturaron ninguna presa; 5 (15%) capturaron solamente una presa; 8 (24%) capturaron 2 presas; 2 (6%) capturaron 3 presas; 2 (6%) capturaron 4 presas 7 (21%) capturaron 5 presas y 2 (6%) capturaron 6 presas.

Analizando las reacciones mostradas a lo largo de las 13 interacciones diferentes, se pueden agrupar en las siguientes categorías:

1. ALEJARSE. Es decir separarse de la presa en un sentido diferente. Consideramos dos pautas: alejarse andando y alejarse corriendo, dependiendo de la rapidez con que se producía la separación.
2. ORIENTACION. Girar el cuerpo para alinearlos con la posición de la presa.
3. CAPTURA. Secuencia de reacciones que conduce a que la araña sujete la mosca con sus quelíceros y, a continuación de matarla, la ingiera. Hemos encontrado las dos secuencias típicas de captura observadas en las adultas:

- a) ERGUIDA → SALTA → MUERDE → ERGUIDA
- b) ERGUIDA → SALTA → MUERDE → PATAS PLEGADAS → ERGUIDA

Estas pautas son semejantes morfológicamente a las observadas en las hembras adultas.

4. CONTROL. Esta es una categoría en la que se incluyen pautas que parecen conducir a un intento de evitar la subsiguiente aproximación de la

presa a la arañita. Se incluyen las siguientes pautas:

- a) Contacto con I par de patas: colocación del I par de patas durante breves instantes sobre el cuerpo de la presa,
- b) Amenaza con I par: Elevación del I par o de cualquiera de sus constituyentes, de tal manera que los 3 primeros segmentos de las patas quedan aproximadamente en paralelo al suelo,
- c) Controla con I par: Pauta en la que la araña golpea repetidamente el cuerpo de la presa con el I par,
- d) Rechazar: Golpear a la presa, cuando ésta ha contactado alguna de las patas II, III o IV. Conduce también al resultado de que la mosca se aleje de la tarántula.

La categoría 2 (CONTROL) no es excluyente de las otras cuatro, puesto que se le ha observado asociada con las categorías 3 y 4.

La distribución de estas categorías comportamentales en los 13 días de interacción predador-presa se muestra en la Figura 7.

La Figura 8 muestra la distribución de las pautas "Al↓" y "Al↑".

El tiempo medio de reacción (+ S.D.) se muestra en la Figura 9.

Puede observarse que existen lo que podríamos considerar "comportamiento precaptura" como son:

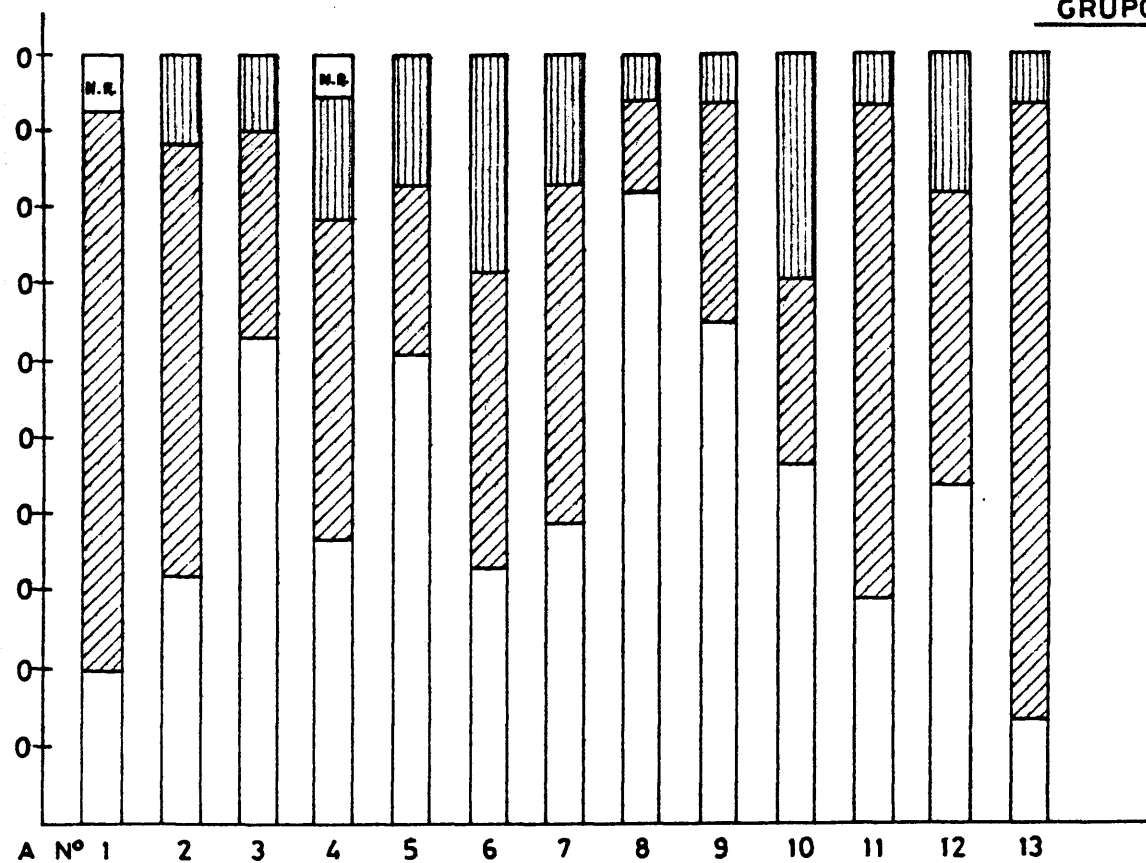
1) ORIENTACION → ALEJARSE, que aparece en unas proporciones muy bajas.

2) ORIENTACION → CONTROL → ALEJARSE, que empieza a aparecer a partir de la 7ª presa. Respecto a la secuencia anterior, ésta parece introducir un factor de reconocimiento por parte de la arañita, ya sea mediante el "contacto con el I par de patas, mediante "control con I par de patas" o "rechaza", es decir parece que ha disminuido el miedo de la araña a la presa.

0
0
0
0

A Nº 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13

GRUPO DICIEMBRE



: ORIENTACION → ALEJARSE.

: CONTROL → ALEJARSE.

: ALEJARSE.

: CONTROL.

: INTENTA CAPTURA.

: ORIENTACION → CONTROL → ALEJARSE.

: SALTA → GOLPEA I PAR → ALEJARSE.

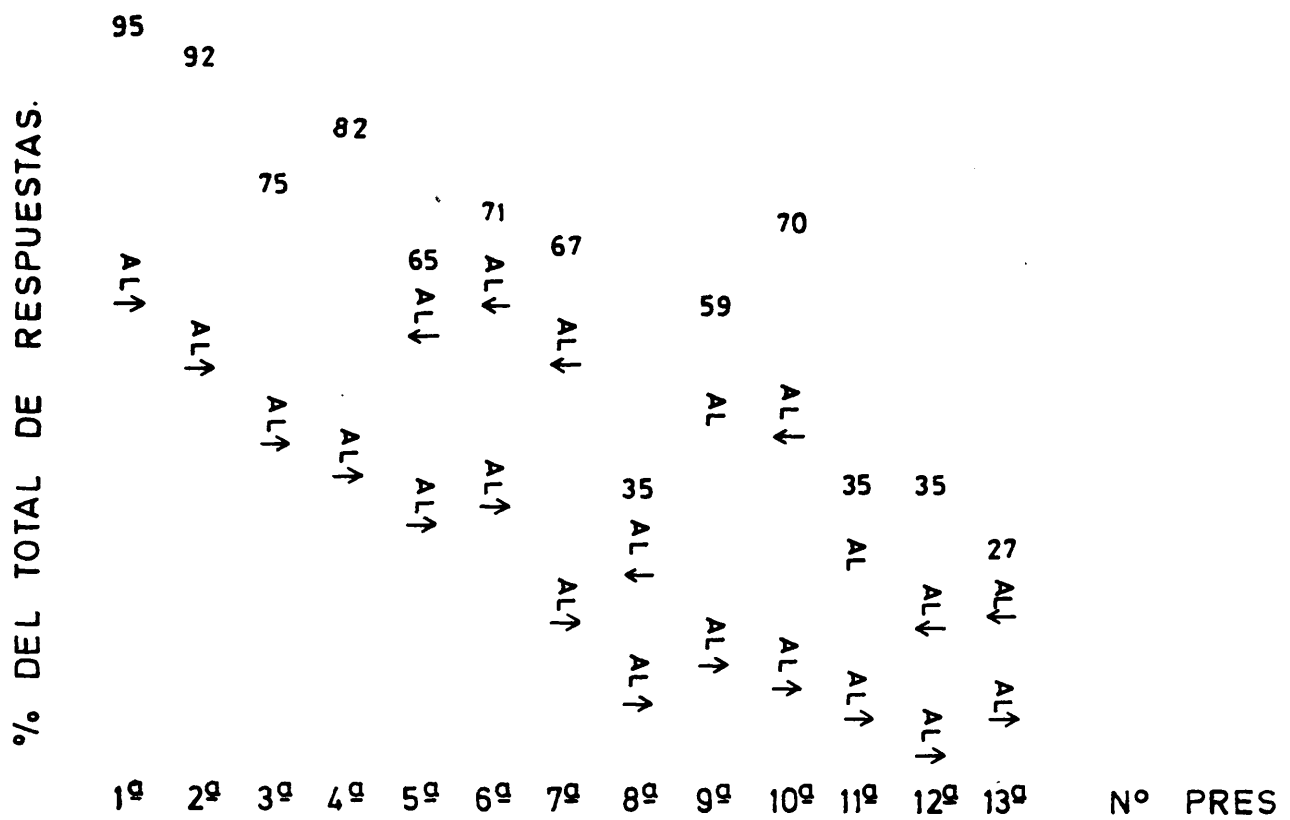


FIGURA 8.- Distribución de las pautas A↑ y A↓.

3) SALTA → GOLPEA CON I PAR → ALEJARSE. Esta secuencia que aparece por primera vez con la novena presa, introduce un componente propio del comportamiento de captura, con un componente de control ("golpea con I par"). Podríamos suponer que el animal que lo realiza se enfrenta a una alternativa conductual entre la captura y el rechazo.

4) ORIENTACION → SALTA → ABANDONA. Esta secuencia sería el inicio probable de una secuencia de captura, que queda cortada antes de que el animal muerda.

Obsérvese que existe una tendencia clara a la disminución en la proporción del comportamiento de alejamiento de la presa; y esa disminución corresponde principalmente a un aumento de la captura y a una situación fluctuante de las pautas de "control" y de "Orientacion → Control → Alejarse".

En cuanto a las secuencias de captura manifestadas por las arañas, en ellas se manifestaban las mismas pautas que las mostradas por los individuos adultos. En general, la respuesta era desencadenada cuando la presa (*Drosophila*) se encontraba a una distancia menor o igual a 5 mm.; la zona de la presa mordida no era constante y se han observado mordiscos en abdomen, torax, cabeza y alas. La pauta de PATAS PLEGADAS se desencadenaba principalmente cuando la presa mostraba gran cantidad de movimientos para intentar escapar, en este caso también se observaba una pauta consistente en mantener estiradas, sin contacto con el sustrato, las patas I y II y manteniendo a la presa contra el sustrato.

TABLA VII.-Matriz de transición (filas:comportamiento antecedente;columnas:comportamiento consecuente) del comportamiento predador en las arañas del grupo Septiembre de L. fasciiventris.

	Al↑	Al↓	Captura	Precaptura
Al↑	182	22	21	35
Al↓	18	13	18	17
Captura	13	19	29	11
Precapt.	22	15	15	17

Tras aplicar a la matriz de transición de la Tabla VII un chi-cuadrado de independencia entre la variable "actos antecedentes" y la variable "actos consecuentes" obtenemos un valor de 109.05, el cual hay que comparar con el valor dado por las tablas para 9 grados de libertad, y que para un nivel de significación de 0.001 es de 27.9, por lo que podemos rechazar la hipótesis nula de independencia entre ambas variables.

TABLA VIII

TRANSICION	χ^2	p
Al \uparrow — Al \uparrow	90.9	0.001
Al \uparrow — Al \downarrow	18.6	0.001
Al \uparrow — Capt.	37.7	0.001
Al \uparrow — Precap.	5.6	0.02
Al \downarrow — Al \uparrow	16.3	0.001
Al \downarrow — Al \downarrow	1.5	n.s.
Al \downarrow — Capt.	4.8	0.05
Al \downarrow — Precap.	4.03	0.05
Capt. — Al \uparrow	35.5	0.001
Capt. — Al \downarrow	9.12	0.005
Capt. — Capt.	29.5	0.001
Capt. — Prec.	0.21	n.s.
Prec. — Al \uparrow	11.01	0.001
Prec. — Al \downarrow	3.12	n.s.
Prec. — Capt.	0.9	n.s.
Prec. — Prec.	3.2	n.s.

LEYENDA

Al \uparrow :Alejarse corriendo

Al \downarrow :Alejarse andando

Capt.:Captura

Prec.:Precaptura

En cuanto a los resultados del grupo aislado en Diciembre :

Durante el periodo de observación murieron 24 crias repartidas en los siguientes dias : 20 (12 crias);30 (6 crias);70 (3 crias);80 (1 cria); 130 (1 cria);220 (1 cria).

Durante los dias de observación todas las arañitas capturaron presas;asi de las 16 arañitas que sobrevivieron a los 30 dias de observación : 2 capturaron 4 presas;3 capturaron 5 presas;6 capturaron 6 presas;4 capturaron 7 presas y 1 capturó 8 presas.

En este grupo consideramos las mismas categorias de interacción que en el grupo Septiembre.La distribución de estas categorias comportamentales en los 13 dias de interacción predador-presa se muestra en la Figura 7 .El tiempo medio de reacción (+ S.D.) se muestra en la Figura 11.

TABLA IX.-Matriz de transición (filas : comportamiento antecedente;columnas : comportamiento consecuente) del comportamiento predador en las arañitas de L.fasciiventris (grupo Diciembre).

	CAPTURA	ALEJARSE ↓	ALEJARSE ↑	CONTROL	TOTAL
CAPTURA	32	48	0	14	94
ALEJARSE ↓	40	39	4	14	97
ALEJARSE ↑	3	0	0	0	3
CONTROL	15	10	1	1	27
TOTAL	90	97	5	29	221

$\chi^2 = 7.02, g.l. = 4, n.s.$ Para el cálculo del χ^2 de independencia entre los actos antecedentes y los consecuentes hemos excluido la pauta ALEJARSE CORRIENDO.

4.3. SISTEMA VISUAL Y PREDACION

4.3.1. Movimiento y predación.

En primer lugar reseñar que de 45 observaciones solamente 1 vez es capturada una mosca mientras estaba aún dormida, al pasar sobre ella la araña. En el resto de las observaciones la araña reacciona solamente cuando las presas se mueven.

En cuatro ocasiones varios (2) animales pasan por encima de las moscas dormidas sin reaccionar a ellas. Pero el no reaccionar no parece debido a falta de motivación porque en los cuatro casos la araña captura luego una mosca cuando éstas se mueven.

Existe también alguna secuencia que muestra que el movimiento tiene influencia en la coordinación de toda la secuencia de captura. Transcribo literalmente de las notas de observación:

12 h. 21 min.: Se colocan tres moscas dormidas a T-65 (denominación de la araña), que se encuentra en el interior del nido, en la parte superior, con el I par próximo al brocal. Las moscas se colocan en círculo a 4-5 cm de distancia.

12 h. 27 min.: Comienzan a despertar las presas de T-65.

12 h. 46 min.: T-65 sale del brocal del nido. Las moscas siguen inmóviles.

12 h. 51 min.: Comienzan a moverse las presas de T-65. La araña se orienta hacia una de ellas, que se encontraba 45º a su izquierda a 5 cm, se coloca en posición de Erguida, pero el continuar la mosca inmóvil no sigue la secuencia.

12 h. 55 min.: Vuelve a moverse la mosca que se encontraba frontalmente a T-65 y ésta continúa Erguida, sin reaccionar.

12 h. 57 min.: La mosca situada frontalmente a T-65 mueve las patas.

13 h. 05 min.: Se mueve activamente la mosca situada frontalmente a T-65 que corre, queda encima de la mosca, que ha quedado de nuevo inmóvil.

13 h. 06 min.: Vuelve a moverse la mosca y T.65 la captura.

En otra secuencia de un animal diferente:

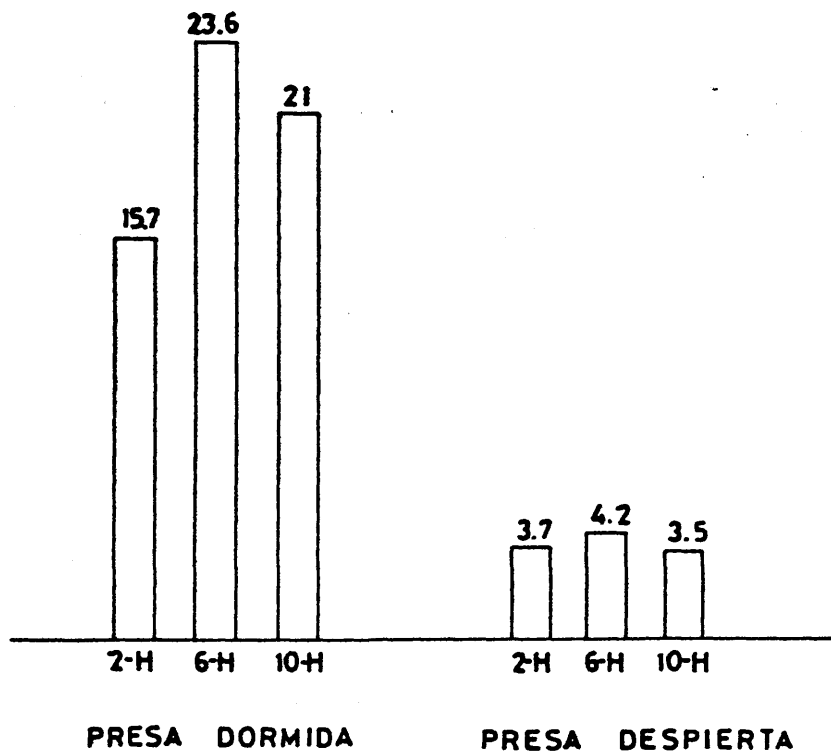
10 h. 18 min.: Una mosca de T-28 (denominación de la araña) se aleja de ella; ésta no reacciona.

10 h. 19 min.: T-28 corre detrás de la mosca, queda inmóvil a 4 cm de la mosca, que habia quedado inmóvil; luego la mosca se desplaza y penetra en el nido y T-28 continúa inmóvil, erguida.

Esta misma araña captura posteriormente otra presa.

TABLA X.-Tiempo (min.) que las moscas permanecen dormidas (cifra de la izquierda) y despiertas (cifra de la derecha) ante la araña sin que ésta reaccione.

NIVEL DE MOTIVACION (DIAS DE AYUNO)		
2-H	6-H	10-H
10' - 1'	11' - 6'	12' - 3'
9' - 1'	29' - 5'	26' - 11'
7' - 9'	18' - 3'	16' - 1'
15' - 4'	_____	_____
21' - 10'	60' - 3'	21' - 1'
15' - 9'	7' - 6'	16' - 1'
18' - 1'	25' - 2'	20' - 5'
26' - 4'	23' - 1'	24' - 5'
14' - 1'	30' - 15'	23' - 7'
7' - 2'	_____	6' - 1'
19' - 1'	38' - 4'	18' - 7'
23' - 1'	13' - 1'	18' - 2'
15' - 5'	10' - 2'	_____
16' - 6'	13' - 1'	50' - 1'
21' - 1'	30' - 6'	23' - 1'



TIEMPO MEDIO (MIN.) QUE PERMANECE LA PRESA,
DORMIDA Y DESPIERTA, SIN QUE REACCIONE LA
ARAÑA.

12

FIGURA 12.-

La columna de la izquierda, en cada par de números, muestra los tiempos que las moscas permanecen dormidas y la columna de la derecha, los tiempos que transcurren desde que una vez despiertas la araña reacciona a ellas. Al aplicar un test de Wilcoxon a cada uno de los pares de columnas encontramos que las diferencias son significativas al nivel de $p < 0.01$ ($T = 1$, $T = 0$ y $T = 0$ respectivamente). En la Figura 12 se muestran los tiempos medios para cada una de las tres situaciones motivacionales y para la presa en las dos situaciones posibles: dormida y despierta. Puede parecer de cualquier forma excesivo el tiempo transcurrido entre que la presa despierta y la araña reacciona pero hay que tener en cuenta que nosotros considerábamos éste tiempo no desde el momento de un movimiento activo y coordinado de la presa sobre el terrario sino en cuanto comenzaba a presentar leves movimientos de alas y/o patas y no de una forma coordinada e implicando locomoción.

4.3.2. Sistema visual y predación.

4.3.2.1. Ojos medianos anteriores (OMA,abreviadamente) y laterales anteriores (OLA) tapados.

4.3.2.1.1. Comportamiento predador con ojos destapados.

Aparecen dos secuencias predadoras fundamentales:

a) ERGUIDA

————→ AVANZA SALTANDO HACIA LA PRESA PARANDOSE EN UNA O DOS REPOSO

OCASIONES —————→ SALTA —————→ MUERDE —————→ ERGUIDA —————→

TRANSPORTE —————→ INGESTION.

b) ERGUIDA
 REPOSO → CORRE → SALTA → MUERDE → ERGUI-
 DA → TRANSPORTE → INGESTION.

Los resultados preexperimentales, en cuanto al tipo de respuesta, se muestran en la Tabla XI.

TABLA XI.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	8	9	7	9	9	9	9	9
CAPTURA ANOMALA	2	1	3	1	1	1	1	1
RECHAZA	0	0	0	0	0	0	0	0
ALEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
NO REACCIONA	0	0	0	0	0	0	0	0

El tiempo medio total de reacción fue de 4.4 ± 4.11 sg. De los 10 animales 5 mostraron siempre reacciones de captura tipo b) (CAPTURA NORMAL); 2 mostraron reacción de CAPTURA ANOMALA sólo 1 día; 2 mostraron reacción de CAPTURA ANOMALA sólo 2 días; 1 mostró reacción de CAPTURA ANOMALA 5 días. El tiempo medio de reacción de cada día viene dado en la Tabla XII.

TABLA XII.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas de la etapa CONTROL del experimento OMA-OLA tapados.

DIA	TIEMPO MEDIO
1	4.4
2	5.0
3	5.4
4	3.3
5	4.4
6	3.5
7	4.2
8	4.9

Cuando comparamos los tiempos de reacción entre los diferentes días mediante un ANOVA bifactorial sin interacción, en el que el Factor A son los días y el Factor B los individuos, obtenemos los siguientes resultados (Tabla XIII).

TABLA XIII.-Análisis de varianza del tiempo de reacción en la etapa CONTROL del experimento OMA-OLA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	36.7	7	5.2	0.5	n.s.
INDIVIDUOS	653.1	9	72.6	7.1	0.01
RESIDUAL	643.2	63	10.2		
TOTAL	1333	79			

4.3.2.1.2.Comportamiento predador con OMA-OLA tapados.

Durante la realización de este experimento muere un animal en el 6º día de observación, debido a traumatismo en una extremidad. Por ello el nº de observaciones en el periodo experimental es sólo de 77. La distribución de las observaciones según categorías comportamentales, y a lo largo del día, se muestra en la Tabla XIV.

TABLA XIV.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación. OMA-OLA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	1	2	0	1	0	0	1	1
CAPTURA ANOMALA	3	1	5	3	5	5	1	2
RECHAZA	0	0	0	0	0	0	0	0
ALEJA	0	0	2	0	0	0	1	2
NO REACCIONA	6	7	3	6	5	4	6	4

En la secuencia descrita como CAPTURA ANOMALA encontramos no solamente la aproximación a saltos hacia la presa, en la que se comprueba además, mediante película tomada a 24 fotogramas/sg., que el I Par de patas se dirige hacia un punto más anterior que la posición de la presa -mientras que en la situación normal (ojos no tapados) el I Par se dirige hacia la posición de aquélla- sino que también observamos

secuencias en las que la araña pasa por encima de la mosca sin percibir su presencia, y solamente la captura cuando, habiendo quedado encima de ella, la mosca toca alguna de las patas del predador; en este caso, el predador puede invertir la secuencia normal de MUERDE \longrightarrow PATAS PLEGADAS a PATAS PLEGADAS \longrightarrow MUERDE.

De las 10 arañas con que se realiza el experimento, todas realizan al menos una secuencia predadora mientras se encuentran en esta situación, y sólo una araña no mostró en ninguno de los 8 días la respuesta NO REACCIONA. El tiempo medio de reacción es de 75.8 ± 49.8 sg. La Tabla XV muestra los tiempos medios de reacción para cada día.

TABLA XV.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas de la etapa EXPERIMENTAL del experimento OMA-OLA tapados.

DIA	TIEMPO MEDIO
1	88.8
2	87.6
3	55.4
4	81.2
5	81.0
6	61.4
7	89.5
8	65.6

Realizando un ANOVA bifactorial sin interacción de los tiempos de reacción de los 8 días se obtienen los resultados de la Tabla XVI.

TABLA XVI.-Análisis de varianza del tiempo de reacción en la etapa
EXPERIMENTAL del experimento OMA-OLA tapados

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	14734.2	7	2104.9	0.96	n.s.
INDIVIDUOS	40406.9	8	5050.9	2.3	0.05
RESIDUAL	122357.5	56	2184.9		
TOTAL	177498.6	71			

Cuando comparamos los tiempos de reacción en el periodo CONTROL y EXPERIMENTAL mediante un test de WILCOXON obtenemos $T = 0$ ($p < 0.01$) para los días 12, 22, 52, 62, 72 y 82; y $T = 1$ ($p < 0.01$) para los días 32 y 42.

Al terminar este experimento se matan dos arañas y se obtuvieron los ojos para su observación microscópica con el fin de detectar posibles alteraciones de las lentes. Para ello, se introdujo el animal muerto en hidróxido potásico al 10% hirviendo y se mantuvieron durante 10 minutos; se sacan del hidroxido potásico, y se pasan rápidamente a alcohol puro y posteriormente se lavan; se montan en portas excavados se les añade bálsamo de Canada y se sellan con Fauré; no se observaron alteraciones microscópicas de las lentes.

Terminado el periodo EXPERIMENTAL, destapamos los ojos OMA-OLA y el resultado comportamental frente a la presa es el siguiente : 2 arañas capturan desde el primer día; otras dos empiezan a capturar de forma consistente (todos los días) desde el 32 día; 2 empiezan a capturar de forma consistente desde el 62 día; y 1 empieza a capturar de

forma consistente desde el 10º día. Es decir que con una gran variabilidad individual, es preciso un periodo de adaptación, tras destapar los ojos, antes de que los animales vuelvan a reaccionar de forma normal. Uno de los individuos que comenzó a capturar desde el 5º día tras destaparle los ojos, lo hizo de una manera anómala; la secuencia de movimientos que realizó este animal fue : REPOSO —————> AVANZA 3 CM —————> AVANZA 2 CM, A LA IZQUIERDA DE LA PRESA —————> ORIENTACION —————> SALTA —————> MUERDE —————> ERGUIDA —————> INGESTION.

4.3.2.2. Ojos medianos posteriores (OMP) y laterales posteriores OLP) tapados.

4.3.2.2.1. Comportamiento predador con ojos destapados.

La respuesta en esta primera fase del experimento se muestra en la Tabla XVII.

TABLA XVII.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación. Etapa CONTROL del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	10	9	9	7	9	6	10	10
CAPTURA ANOMALA	0	0	1	3	1	3	0	0
RECHAZA	0	1	0	0	0	1	0	0
ALEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
NO REACCIONA	0	0	0	0	0	0	0	0

El tiempo medio total de reacción fué de 4.54 ± 5.84 sg. De los 10 animales 5 mostraron siempre reacciones de captura tipo (b); 3 mostraron reacción de captura tipo (a) sólo 1 día; 1 mostró reacción de captura tipo (a) durante 2 días; 1 mostró reacción de captura tipo (a) durante 3 días.

TABLA XVIII. Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas de la etapa CONTROL del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	TIEMPO MEDIO (SG)
1	4.0
2	3.0
3	2.4
4	4.4
5	3.1
6	7.5
7	7.9
8	4.0

Analizamos mediante un ANOVA bifactorial los tiempos de reacción a lo largo de los ocho días y obtenemos los siguientes resultados:

TABLA XIX.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa
CONTROL del experimento OMP-OLP tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	296.8	7	42.4	1.2	n.s.
INDIVIDUOS	230.8	9	25.6	0.7	n.s.
RESIDUAL	2164.3	63	34.4		
TOTAL	2691.9	79			

4.3.2.2.2.Comportamiento predador con OMP-OLP tapados.

La distribución de las respuestas comportamentales a lo largo de los 8 dias de observación se muestra en la Tabla XX.

TABLA XX.-Número de animales que respondian mostrando la respues-
ta especificada (filas) a lo largo de los ocho dias de observa-
ción.Etapa EXPERIMENTAL del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	5	2	5	4	3	8	5	5
CAPTURA ANOMALA	1	2	2	1	0	2	2	3
RECHAZA	1	0	1	0	0	0	0	0
ALEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
NO REACCIONA	3	6	2	5	7	0	3	2

De los 10 animales, 1 reaccionó en todas las presentaciones, es decir todos los días, con la particularidad de que los dos primeros días, previamente a la captura, realiza una exhibición de ataque con el I Par y luego realiza la captura; 4 animales presentaron siempre secuencias de CAPTURA NORMAL y ningún animal presenta sólo secuencias de CAPTURA ANOMALA. El tiempo medio total de reacción fue de 58 ± 50.03 sg. Los tiempos medios de reacción de cada día vienen dados en la Tabla XXI.

TABLA XXI.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas de la etapa EXPERIMENTAL del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	48.7
2	92.3
3	36.4
4	64.3
5	85.4
6	33.9
7	51.8
8	51.2

Realizado un ANOVA bifactorial sin interacción de los tiempos de reacción durante este periodo experimental obtenemos los resultados mostrados en la Tabla XXII.

TABLA XXII.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa
EXPERIMENTAL del experimento OMP-OLP tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	29951.25	7	4278.75	1.98	n.s.
INDIVIDUOS	31854.80	9	3539.42	1.64	n.s.
RESIDUAL	135905.95	63	2157.24		
TOTAL	197712.00	79			

Cuando comparamos mediante un test de Wilcoxon los tiempos de reacción para cada día en la situación Control y Experimental obtenemos los siguientes resultados (Tabla XXIII)

TABLA XXIII.- Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon para la comparacion de los tiempos de reacción entre la situación Control y Experimental del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=4	0.02
2	T=0	0.01
3	T=1	0.01
4	T=2	0.01
5	T=2	0.01
6	T=6	0.05
7	T=5.5	0.05
8	T=0	0.01

Al destapar los ojos OMP-OLP se recupera practicamente la situación previa a la etapa Experimental. En el 5º día de esta etapa muere uno de los animales. Los resultados de esta etapa post-experimental se muestran en la Tabla XXIV.

TABLA XXIV.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación. etapa POST-EXPERIMENTAL del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	8	9	9	7	8	9	8	9
CAPTURA ANOMALA	2	1	0	2	1	0	0	0
RECHAZA	0	0	1	0	0	0	1	0
ALEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
NO REACCIONA	0	0	0	1	0	0	0	0

El tiempo medio de reacción fue de 3.11 ± 4.08 sg. El tiempo medio de reacción ^Apara cada uno de los ocho días de este periodo POST-EXPERIMENTAL viene dado en la Tabla XXV.

TABLA XXV.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas en la etapa POST-EXPERIMENTAL del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	5.6
2	1.9
3	2.1
4	3.7
5	2.1
6	2.6
7	2.3
8	4.7

TABLA XXVI.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa POST-EXPERIMENTAL del experimento OMP-OLP tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	118.00	7	16.86	1.01	n.s.
INDIVIDUOS	130.36	8	16.30	0.98	n.s.
RESIDUAL	932.75	56	16.66		
TOTAL	1181.11	72			

Comparando los tiempos de reacción de cada dia de las etapas CON-

-TROL y POST-EXPERIMENTAL mediante un test de Wilcoxon obtenemos los siguientes resultados (Tabla XXVII).

TABLA XXVII.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon para la comparación de los tiempos de reacción entre la situación Control y Post-Experimental del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=9	n.s.
2	T=15	n.s.
3	T=8	n.s.
4	T=23.5	n.s.
5	T=11	n.s.
6	T=5	n.s.
7	T=3	n.s.
8	T=7	n.s.

Comparando los tiempos de reacción de cada día de los grupos EXPERIMENTAL y POST-EXPERIMENTAL mediante un test de Wilcoxon obtenemos los resultados mostrados en la Tabla XXVIII.

TABLA XXVIII.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon para la comparación de los tiempos de reacción entre la situación Experimental y Post-Experimental del experimento OMP-OLP tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=3	0.05
2	T=0	0.02
3	T=0	0.05
4	T=4	0.05
5	T=1	0.02
6	T=1	0.05

4.3.2.3.Ojos Medianos Anteriores (OMA) tapados.

4.3.2.3.1.Comportamiento predador con ojos destapados.

Las respuestas comportamentales mostradas por los animales a lo largo de los 8 días consecutivos se muestran en la Tabla XXIX.

TABLA XXIX.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación.

Etapas CONTROL del experimento OMA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	10	10	10	9	10	9	10	9
CAPTURA ANOMALA	0	0	0	1	0	0	0	1
RECHAZA	0	0	0	0	0	0	0	0
ALEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
NO REACCIONA	0	0	0	0	0	1	0	0

El tiempo medio de reacción de todos los días es el siguiente :
 3.91 ± 13.48 sg. En la Tabla XXX se muestran los tiempos medios de reacción para cada uno de los ocho días consecutivos.

TABLA XXX.Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas en la etapa CONTROL del experimento OMA tapados.

DIA	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	3.1
2	4.4
3	2.6
4	1.4
5	1.7
6	14.0
7	1.8
8	2.3

En la Tabla XXXI se muestran los resultados de un ANOVA bifactorial sin interacción aplicado al tiempo de reacción.

TABLA XXXI.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa CONTROL del experimento OMA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	1226.5	7	175.2	1.00	n.s.
INDIVIDUOS	2114.5	9	234.9	1.34	n.s.
RESIDUAL	11023.4	63	174.97		
TOTAL	14364.4	79			

4.3.2.3.2.Comportamiento predador con OMA tapados.

Las respuestas comportamentales mostradas por los animales a lo largo de los 8 días consecutivos se muestran en la Tabla XXXII.

TABLA XXXII.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación.

Etapas EXPERIMENTAL del experimento OMA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	1	3	0	0	4	2	0	0
CAPTURA ANOMALA	2	3	2	2	3	6	2	3
RECHAZA	1	0	0	2	0	0	0	1
ALEJA	0	0	0	0	2	1	3	3
NO REACCIONA	6	4	8	6	1	1	5	3

El tiempo medio de reacción de todas las observaciones es de 64.93 ± 52.25 sg.; en la Tabla XXXIII se muestran los tiempos medios de reacción para los ocho días sucesivos.

TABLA XXXIII.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas en la etapa EXPERIMENTAL del experimento OMA tapados.

DIAS	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	78.4
2	49.7
3	97.0
4	78.4
5	32.7
6	22.5
7	83.8
8	76.9

En la Tabla XXXIV se muestran los resultados de un ANOVA bifactorial sin interacción aplicado a los tiempos de reacción.

TABLA XXXIV.Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa EXPERIMENTAL del experimento OMA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	49617,55	7	7088.22	3.55	0.05
INDIVIDUOS	40139,55	9	4459.95	2.23	0.05
RESIDUAL	125918,45	63	1998.71		
TOTAL	215675,55	79			

Comparando dia a dia los tiempos de reacción del periodo CONTROL

y EXPERIMENTAL mediante un test de Wilcoxon obtenemos los resultados mostrados en la Tabla XXXV.

TABLA XXXV.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon para la comparación de los tiempos de reacción entre la situación Control y Experimental del experimento OMA tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=0	0.01
2	T=4	0.05
3	T=0	0.01
4	T=0	0.01
5	T=0	0.01
6	T=10.5	n.s.
7	T=0	0.01
8	T=0	0.01

4.3.2.3.3.Comportamiento predador con Ojos Medianos Anteriores (OMA) destapados.

Las respuestas comportamentales mostradas por los animales a lo largo de los 8 días consecutivos se muestran en la Tabla XXXVI.

TABLA XXXVI.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación.

Etapa POST-EXPERIMENTAL del experimento OMA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	3	5	6	7	6	5	6	7
CAPTURA ANOMALA	4	4	3	0	0	1	1	0
RECHAZA	0	0	0	0	0	0	0	0
ALEJA	1	0	0	1	2	1	1	0
NO REACCIONA	1	0	0	1	1	2	1	2

El tiempo medio de reacción total en este periodo post-experimental es de 23.14 ± 38.52 . Los tiempos medios diarios en el periodo post-experimental se muestran en la Tabla XXXVII.

TABLA XXXVII.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas en el periodo post-Experimental del experimento OMA tapados.

DIAS	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	26.6
2	6.8
3	18.3
4	22.1
5	22.8
6	40.4
7	18.9
8	29.2

En la Tabla XXXVIII se muestran los resultados de la aplicación de un ANOVA bifactorial sin interacción a los tiempos de reacción.

TABLA XXXVIII. Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa POST-EXPERIMENTAL del experimento OMA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	5923.7	7	846.2	0.63	m.s.
INDIVIDUOS	23919.6	8	2989.95	2.2	0.05
RESIDUAL	75493.3	56	1348.1		
TOTAL	105336.6	71			

En la Tabla XXXIX se muestran los resultados de la comparación, día a día, de los tiempos de reacción en los periodos CONTROL y POST-EXPERIMENTAL mediante un test de Wilcoxon.

TABLA XXXIX.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon a los tiempos de reacción en los periodos CONTROL y POST-EXPERIMENTAL del experimento OMA tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=3	0.05
2	T=14.5	n.s.
3	T=1	0.05
4	T=0	0.05
5	T=2.5	n.s.
6	T=0	n.s.
7	T=1.5	n.s.
8	T=4	n.s.

En la Tabla XL se muestran los resultados de la comparación, día a día, de los tiempos de reacción en los periodos EXPERIMENTAL y POST-EXPERIMENTAL .

TABLA XL.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon a los tiempos de reacción en los periodos EXPERIMENTAL y POST-EXPERIMENTAL Del experimento OMA tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=3	0.05
2	T=3	n.s.
3	T=2	0.02
4	T=5	0.05
5	T=12	n.s.
6	T=20.5	n.s.
7	T=1	0.02
8	T=7	n.s.

4.3.2.4.Ojos Laterales Anteriores (OLA) tapados.

4.3.2.4.1.Comportamiento predador con ojos destapados.

Las respuestas comportamentales mostradas por los animales a lo largo de los 8 dias consecutivos se muestran en la Tabla XLI.

TABLA XLI.-Número de animales que respondian mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho dias de observación.E-tapa CONTROL del experimento OLA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	9	9	10	8	10	9	8	9
CAPTURA ANOMALA	1	0	0	2	0	0	1	0
RECHAZA	0	1	0	0	0	1	1	1
ALEJA	0	0	0	0	0	0	0	0
NO REACCIONA	0	0	0	0	0	0	0	0

El tiempo medio total de reacción fue de 2.9 ± 2.2 sg.De los 10 animales 7 mostraron siempre reacciones de captura tipo NORMAL;2 mostraron reacción de captura ANOMALA sólo 1 dia;1 mostró reacciones de captura ANOMALA sólo 2 dias.El tiempo medio de reacción de cada dia viene dado en la Tabla XLII.

TABLA XLIII.-Tiempo medio de reacción(sg.) de las arañas en el periodo CONTROL del experimento OLA tapados.

DIAS	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	2.5
2	2.4
3	2.7
4	3.5
5	3.3
6	2.9
7	3.1
8	2.7

En la Tabla XLIII se muestran los resultados de la aplicación de un ANOVA bifactorial sin interacción a los tiempos de reacción.

TABLA XLIII.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa CONTROL del experimento OLA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	10.5	7	1.5	0.32	n.s.
INDIVIDUOS	72.6	9	8.1	1.8	n.s.
RESIDUAL	288.9	63	4.6		
TOTAL	372	79			

4.3.2.4.2.Comportamiento predador con OLA tapados.

Las respuestas comportamentales mostradas por los animales a lo largo de los 8 días consecutivos se muestran en la Tabla XLIV.

TABLA XLIV.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación. Etapa EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	6	2	3	2	3	5	4	6
CAPTURA ANOMALA	1	0	1	2	4	1	2	1
RECHAZA	0	0	0	0	0	0	0	0
ALEJA	3	3	2	0	1	0	1	2
NO REAC-CIONA	0	0	1	0	1	1	1	0
AMENAZA	0	5	3	6	1	2	2	1

De los 10 animales 9 mostraron al menos 1 día reacciones de Amenaza ante la presa. Las reacciones de Captura Anómala consistían en :

APROXIMACION → CONTACTA CON I PAR → SALTA → MUERDE.

Es importante resaltar el elevado porcentaje (25%) de reacciones de Amenaza, así como de reacciones de alejarse de la presa.

El tiempo medio total de reacción fue de 21.45 ± 33.04 . El tiempo medio de reacción de cada día viene dado en la Tabla XLV.

TABLA XLV.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas en el periodo EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIAS	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	19.6
2	11.5
3	17.9
4	16.1
5	28.4
6	40.0
7	19.5
8	18.6

En la Tabla XLVI se muestran los resultados de la aplicación de un ANOVA bifactorial sin interacción a los tiempos de reacción.

TABLA XLVI.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	5479.8	7	782.8	0.79	n.s.
INDIVIDUOS	18493.3	9	2054.8	2.1	0.05
RESIDUAL	62286.7	63	988.7		
TOTAL	86259.8	79			

En la Tabla XLVII se muestran los resultados de la comparación, día a día, de los tiempos de reacción en los periodos CONTROL y EXPERIMENTAL mediante un test de Wilcoxon.

TABLA XLVII.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon a los tiempos de reacción en los periodos CONTROL y EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=13.5	n.s.
2	T=1.5	0.01
3	T=6.5	0.05
4	T=5.5	0.05
5	T=3	0.05
6	T=0	0.02
7	T=5	0.05
8	T=3	0.05

4.3.2.4.3. Comportamiento predador con OLA destapados.

Las respuestas comportamentales mostradas por los animales a lo largo de los 8 días consecutivos se muestran en la Tabla XLVIII.

TABLA XLVIII.-Número de animales que respondían mostrando la respuesta especificada (filas) a lo largo de los ocho días de observación.

Etapla POST-EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIA	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º
CAPTURA NORMAL	5	6	6	5	6	9	8	7
CAPTURA ANOMALA	0	1	0	0	1	0	0	1
RECHAZA	0	0	0	0	0	0	0	0
ALEJA	1	1	0	1	1	0	1	0
NO REAC-CIONA	0	0	0	1	0	0	0	0
AMENAZA	3	1	3	2	1	0	0	1

Uno de los animales murió en el primer día post-experimental.

El tiempo medio de reacción total fue de 9.8 ± 16.3 . El tiempo medio de reacción de cada día se muestra en la Tabla XLIX.

TABLA XLIX.-Tiempo medio de reacción (sg.) de las arañas en el periodo POST-EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIAS	TIEMPO MEDIO (sg.)
1	16.1
2	12.9
3	4.7
4	20.7
5	6.6
6	4.6
7	8.9
8	3.9

La Tabla L muestra los resultados de la aplicación de un ANOVA bifactorial sin interacción a los tiempos de reacción.

TABLA L.-Análisis de varianza del tiempo de reacción de la etapa POST-EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
DIAS	2408.4	7	344.1	1.36	n.s.
INDIVIDUOS	2201.9	8	275.2	1.08	n.s.
RESIDUAL	14208.1	56	253.7		
TOTAL	18818.0	71			

La Tabla LI muestra los resultados de la comparación, día a día, de los tiempos de reacción de los periodos CONTROL y POST-EXPERIMENTAL.

TABLA LI.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon a los tiempos de reacción en los periodos CONTROL y POST-EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=2	0.02
2	T=3	0.05
3	T=6.5	n.s.
4	T=9.5	n.s.
5	T=13.5	n.s.
6	T=10	n.s.
7	T=0	0.05
8	T=8	n.s.

La Tabla LII muestra los resultados de la comparación, día a día, de los tiempos de reacción de los periodos EXPERIMENTAL y POST-EXPERIMENTAL.

TABLA LII.-Resultados de la aplicación de un test de Wilcoxon a los tiempos de reacción en los periodos EXPERIMENTAL y POST-EXPERIMENTAL del experimento OLA tapados.

DIA	VALOR	SIGNIF.
1	T=2	0.02
2	T=3	0.05
3	T=6.5	n.s.
4	T=9.5	n.s.
5	T=13.5	n.s.
6	T=1	0.02
7	T=7	n.s.
8	T=5	n.s.

Se ha estudiado si existe diferencia estadística en la proporción de respuestas NO REACCIONA entre las situaciones experimentales de los diferentes tests usados, mediante un ANOVA unifactorial cuyos resultados se muestran en la TABLA LIII.

TABLA LIII. Análisis de varianza de la proporción de respuestas NO REACCIONA entre las situaciones experimentales de los tests usados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
TESTS	4674.5	3	1558.2	9.5	0.01
RESIDUAL	5242.4	32	163.8		
TOTAL	9916.9	35			

Para diferencias qué medias son diferentes entre si aplicamos un test de STUDENT-NEWMAN-KEULS (Tabla LIV)

TABLA LIV.-Test de Student-Newman-Keuls para la comparación de las medias de la proporción de NO REACCIONA entre los diferentes tests.

COMPARACION	DIF.	SE	q	p	q* 0.05, 32, p	
OMA-OLA/OMA	4.9	4.3	1.1	2	2.89	n.s.
OMA-OLA/OMP-OLP	12.5	4.3	2.9	3	3.49	n.s.
OMA-OLA/OLA	30.1	4.3	7	4	3.84	0.05
OMA/OMP-OLP	7.6	4.3	1.8	2	2.89	n.s.
OMA/OLA	25.2	4.3	5.9	3	3.49	0.05
OMP-OLP/OLA	17.6	4.3	4.1	2	2.89	0.05

Asi mismo, se ha estudiado si existe diferencia estadística en la proporción de capturas ANOMALAS entre las situaciones experimentales de los diferentes tests usados y el resultado, tras la aplicación de un ANOVA unifactorial, es el siguiente (TablaLV)

TABLA LV.-Análisis de varianza de la proporción de CAPTURA ANOMALA entre las situaciones experimentales de los tests usados.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
TESTS	6999.2	3	2333.1	7.4	0.01
RESIDUAL	10145.0	32	317.0		
TOTAL	17144.2	35			

Para diferenciar qué medias (proporción de captura anomala) son diferentes entre si aplicamos un test de STUDENT-NEWMAN-KEULS ((abla LVI)).

TABLA LVI).-Test de Student-Newman-Keuls para la comparación de las medias de la proporción de CAPTURA ANOMALA entre los diferentes tests.

COMPARACION	DIF.	SE	q	p	q [*] 0.05, 32, p	
OMA-OLA/OMA	9.3	5.9	1.6	2	2.89	n.s.
OMA-OLA/OLA	30	5.9	5.1	3	3.49	0.05
OMA-OLA/OMP-OLP	33.3	5.9	5.6	4	3.84	0.05
OMA/OLA	20.7	5.9	3.5	2	2.89	0.05
OMA/OMP-OLP	24.0	5.9	4.1	3	3.49	0.05
OLA/OMP-OLP	3.3	5.9	0.6	2	2.89	n.s.

4.3.3. Estímulos visuales captados por el predador.

Los resultados se muestran en la Tabla LVII para cada modelo de los 27 usados. Las Tablas LVIII, LIX y LX muestran la distribución de las respuestas para los factores tamaño, forma y color, respectivamente. Como se observa en la Tabla LVII sólo en 2 ocasiones no reaccionaron las arañas y, por lo tanto, desdeñamos éstos datos; es decir, que podemos afirmar, sin lugar a dudas que las arañas percibieron verdaderamente los modelos.

	1 cm ²			2 cm ²			3 cm ²		
	△	□	○	△	□	○	△	□	○
ALEJARSE									
A 1		2	2	3	3	1	2	3	0
N 2		1	0	1	2	0	2	3	2
AZ 3		1	2	1	1	1	0	1	2
CAPTURA									
A 8		16	12	5	10	15	5	4	9
N 14		16	15	7	5	12	3	6	6
AZ 9		11	8	5	10	10	5	1	7
AMENAZA									
A 4		1	6	5	6	3	10	7	5
N 2		3	0	6	9	4	9	5	5
AZ 6		4	5	11	5	3	7	11	5
CONTROLA									
A 7		1	0	7	1	1	3	6	6
N 2		0	5	5	4	4	6	6	7
CON I PAR									
AZ 2		4	4	3	4	6	8	7	6
NO REACCIO-									
A 0		0	0	0	0	0	0	0	0
N 0		0	0	1	0	0	0	0	0
AZ 0		0	1	0	0	0	0	0	0

TABLA LVII.- Nº DE VECES QUE LAS 20 ARañas RESPONDEN, USANDO CADA UNO DE LOS

PATRONES DE COMPORTAMIENTO ESPECIFICADOS, FRENTE A CADA MODELO.

	1 cm ²	2 cm ²	3 cm ²
ALEJARSE	14	13	15
CAPTURA	109	79	46
AMENAZA	31	52	64
CONTROLA CON I PAR	25	35	55

TABLA LVIII.-DISTRIBUCION DE LAS
RESPUESTAS SEGUN EL FACTOR A
(TAMAÑO).




			
	15	17	10
	61	79	94
	60	51	36
	43	33	39

TABLA LIX.- DISTRIBUCION
DE LAS RESPUESTAS SEGUN
EL FACTOR B (FORMA).

	Amar.	Naranja	Azul
	17	13	12
	84	84	66
	47	43	57
	32	39	44

TABLA LX.- DISTRIBUCION
DE LAS RESPUESTAS SEGUN
EL FACTOR C (COLOR).

Al obtener los chi-cuadrado de relación entre dos de los factores manteniendo constante cada uno de los niveles del otro factor y finalmente para la suma de los resultados de dicho factor, los resultados son los siguientes:

1. Relación entre Tamaño y Color:

-Para el nivel de Forma: Triángulo, $\chi^2 = 1.95$, $\chi^2 (4, 0.05) = 9.49$.

Por lo tanto, no es significativa la relación entre éstos dos factores para éste nivel de forma.

-Para el nivel de Forma: Cuadrado, $\chi^2 = 7.09$, no es significativo.

-Para el nivel de Forma: Círculo, $\chi^2 = 1.70$, no es significativo.

-Para el total de los resultados del carácter Forma: $\chi^2 = 2.73$, no significativo.

2. Relación entre Tamaño y Forma:

-Para el nivel de Color: Amarillo, $\chi^2 = 3.41$, no significativo.

-Para el nivel de Color: Naranja, $\chi^2 = 3$, no significativo.

-Para el nivel de Color: Azul, $\chi^2 = 5.98$, no significativo.

-Para el total de los resultados del carácter Color: $\chi^2 = 6.73$, no significativo.

3. Relación entre Forma y Color:

-Para el nivel de Tamaño: 1 cm², $\chi^2 = 1.27$, no significativo.

-Para el nivel de Tamaño: 2 cm², $\chi^2 = 5.9$, no significativo.

-Para el nivel de Tamaño: 3 cm², $\chi^2 = 4.5$, no significativo.

-Para el total de los resultados del carácter Tamaño: $\chi^2 = 1.5$, no significativo.

A continuación pasamos a analizar los resultados dentro de los 3 niveles de cada factor comparándolos con una distribución de respuestas 1:1:1, que supone que no existe discriminación entre dichos niveles.

En primer lugar comenzaremos con el Factor Tamaño. Para determinarlo aplicaremos un test de bondad de ajuste de chi-cuadrado,

$\chi^2 = 25.49$, que hay que comparar con $\chi^2 (0.05, 2) = 5.99$. Los datos no se ajustan a la hipótesis de una distribución 1:1:1. Es decir, los modelos de tamaño pequeño son capturados con mayor frecuencia de lo esperado según la hipótesis de no discriminación del tamaño del señuelo; asimismo, los señuelos de mayor tamaño son capturados con menor frecuencia de lo esperado. ¿Podría ajustarse la distribución de capturas para el Factor Tamaño a la proporción 1:2:3, respectivamente para 3 cm²; 2 cm²; 1 cm²?,

$\chi^2 = 1.84$, que hay que comparar con $\chi^2 (0.05, 2) = 5.99$. Los datos pueden considerarse consistentes con esta hipótesis.

¿El número de capturas es diferente entre los tres niveles del Factor Forma?,

$\chi^2 = 7.03$ que hay que comparar con $\chi^2 (0.05, 2) = 5.99$. Tenemos que rechazar la hipótesis de igualdad de respuesta frente a señuelos de distintas formas; los modelos circulares son capturados con mayor frecuencia de lo esperado y los modelos triangulares son capturados con menor frecuencia de lo esperado.

¿El número de capturas es diferente entre los tres niveles del Factor Color?,

$\chi^2 = 2.8$, que hay que comparar con $\chi^2 (0.05, 2) = 5.99$. Tenemos que admitir la hipótesis de igualdad de respuesta frente a modelos de distintos colores, aunque los modelos de color azul provocan menos capturas que los de color amarillo y naranja.

Para demostrar la independencia de los tres factores considerados sobre las frecuencias de amenaza no usamos un test de chi-cuadrado, dado que

LEYENDA

• : 1 cm²
 Δ : 2 cm²
 + : 3 cm²

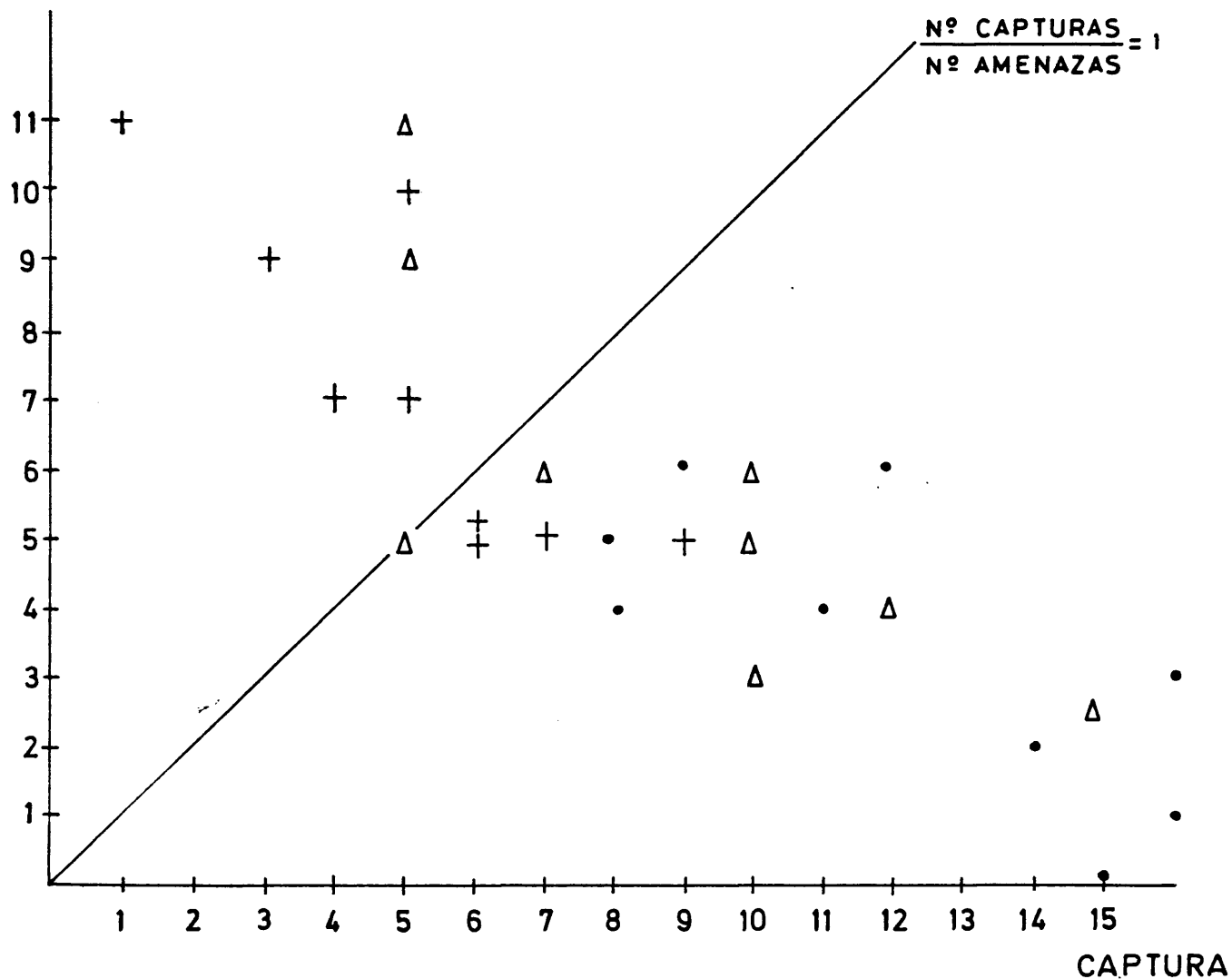


FIGURA 13.- Correlacion entre las respuestas de amenaza y captura para los tres niveles del factor tamaño.

nos aparecen valores esperados menores que 3; aplicaremos un estadístico G (SOKAL y ROHLF, 1979) (página 657 y siguientes) el cual nos da el siguiente valor:

$$G = 21.14 \text{ que hay que comparar con } \chi^2(0.05, 20) = 31.4104.$$

Como el valor de G es menor que el valor tabular concluimos que existe independencia entre los factores considerados en cuanto al número de amenazas.

¿El número de amenazas es diferente entre los tres niveles del factor Tamaño?. Para determinarlo aplicaremos un test de bondad de ajuste de chi-cuadrado, suponiendo que las frecuencias esperadas están en la proporción 1:1:1.

$$\chi^2 = 11.39, \text{ que hay que comparar con } \chi^2(0.05, 2) = 5.99.$$

Dado que el valor hallado es mayor que el valor tabular concluimos que los datos no se ajustan a la hipótesis de una distribución 1:1:1. Es decir, los señuelos provocan mayor número de amenazas según aumenta la superficie de ellos; y este aumento va en paralelo a la disminución de capturas (Fig. 13). Utilizando el coeficiente de correlación de Spearman $r_s = -0.79$ que es superior al valor tabular $r(0.05, 25) = 0.329$. Por lo tanto, rechazamos la hipótesis de independencia entre las frecuencias de captura y amenaza obtenidas para cada modelo; además el coeficiente de correlación es negativo, lo que quiere decir que la relación es inversa.

¿Es diferente el número de amenazas entre los tres niveles del factor Forma?. Aplicando un test de bondad de ajuste de chi-cuadrado,

$$\chi^2 = 6, \text{ que hay que comparar con el valor tabular } \chi^2 =$$

5.99. Por lo tanto, los datos no se ajustan a la hipótesis de una distribución 1:1:1; los modelos triangulares provocan mayor número de res-

puestas de amenaza de lo esperado y los circulares menos de lo esperado, (Fig. 14).

¿El número de amenazas es diferente entre los tres niveles del factor Color?. Aplicando un test de bondad de ajuste de chi-cuadrado,

$$\chi^2 = 2.12, \chi^2 (0.05, 2) = 5.99. \text{ Se acepta la hipótesis de}$$

una distribución idéntica del número de amenazas entre los tres niveles del factor Color, (Fig. 15).

Vamos a estudiar ahora la distribución de las frecuencias del comportamiento "Controla con I Par". Aplicando un estadístico G para estudiar la independencia entre los tres factores obtenemos $G = 15.76$, que hay que comparar con $\chi^2 (0.05, 20) = 31.4104$. Existe, pues, independencia entre los tres factores en cuanto al número de amenazas mostradas ante cada señuelo.

¿El número de "Controla con I Par" difiere entre los tres niveles del factor Tamaño?

$$\chi^2 = 12.28, \chi^2 (0.05, 2) = 5.99. \text{ El número de "Controla con I Par"}$$

aumenta según aumenta el tamaño de los señuelos, (Fig. 16).

¿El número de "Controla con I Par" difiere entre los tres niveles del factor Forma?.

$$\chi^2 = 1.42, \chi^2 (0.05, 2) = 5.99, \text{ no es significativo, (Fig. 17).}$$

¿El número de "Controla con I Par" difiere entre los tres niveles del factor Color?,

$$\chi^2 = 1.99, \chi^2 (0.05, 2) = 5.99, \text{ no significativo, (Fig. 18).}$$

Estudiada la correlación entre la frecuencia de captura y la de control con I Par para cada uno de los señuelos mediante un coeficiente de correlación de Spearman obtenemos $r_s = -0.68$, que hay que comparar con el valor tabular $r(0.05, 25) = 0.329$. Por lo tanto, se rechaza la hi-

pótesis de independencia entre el nº de capturas y de control con I Par para cada uno de los señuelos.

Las figuras 16, 17 y 18 muestran, para los tres niveles de cada uno de los factores, la distribución de los datos y permite comparar la distribución de éstos en comparación con la línea de proporción Captura/Control con I Par =1.

Hemos analizado también si existen diferencias entre el tiempo de reacción, independientemente del tipo de comportamiento mostrado ante el señuelo, frente a los 27 señuelos diferentes, las medias y desviaciones standard del tiempo de reacción de cada señuelo se dan a continuación y el análisis estadístico aplicado está descrito en SOKAL y ROHLF (1979, página 410; Test aproximado de igualdad de medias cuando las varianzas son heterogéneas).

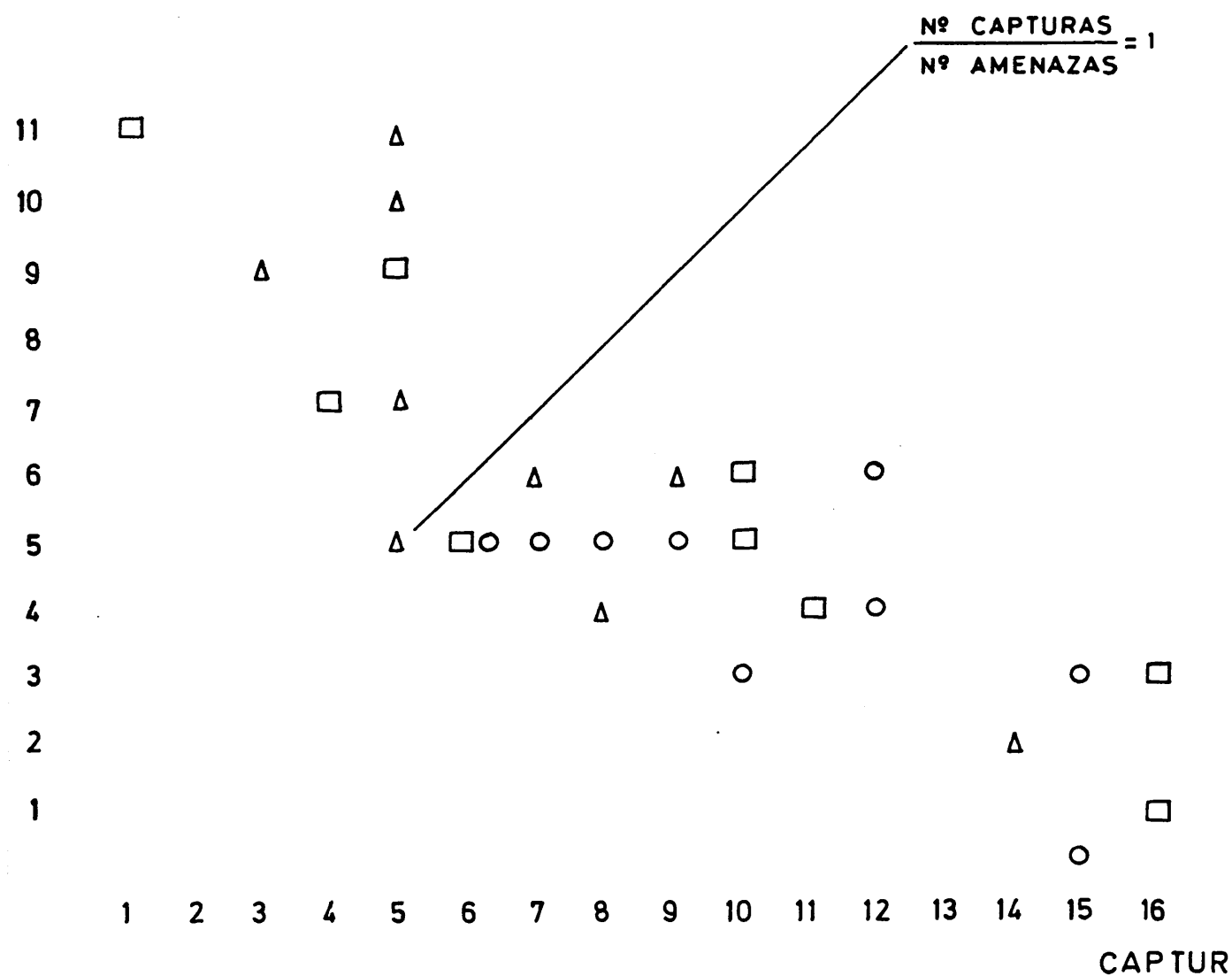


FIGURA 14.- Correlacion entre las respuestas de amenaza y captura para los tres niveles del factor forma.

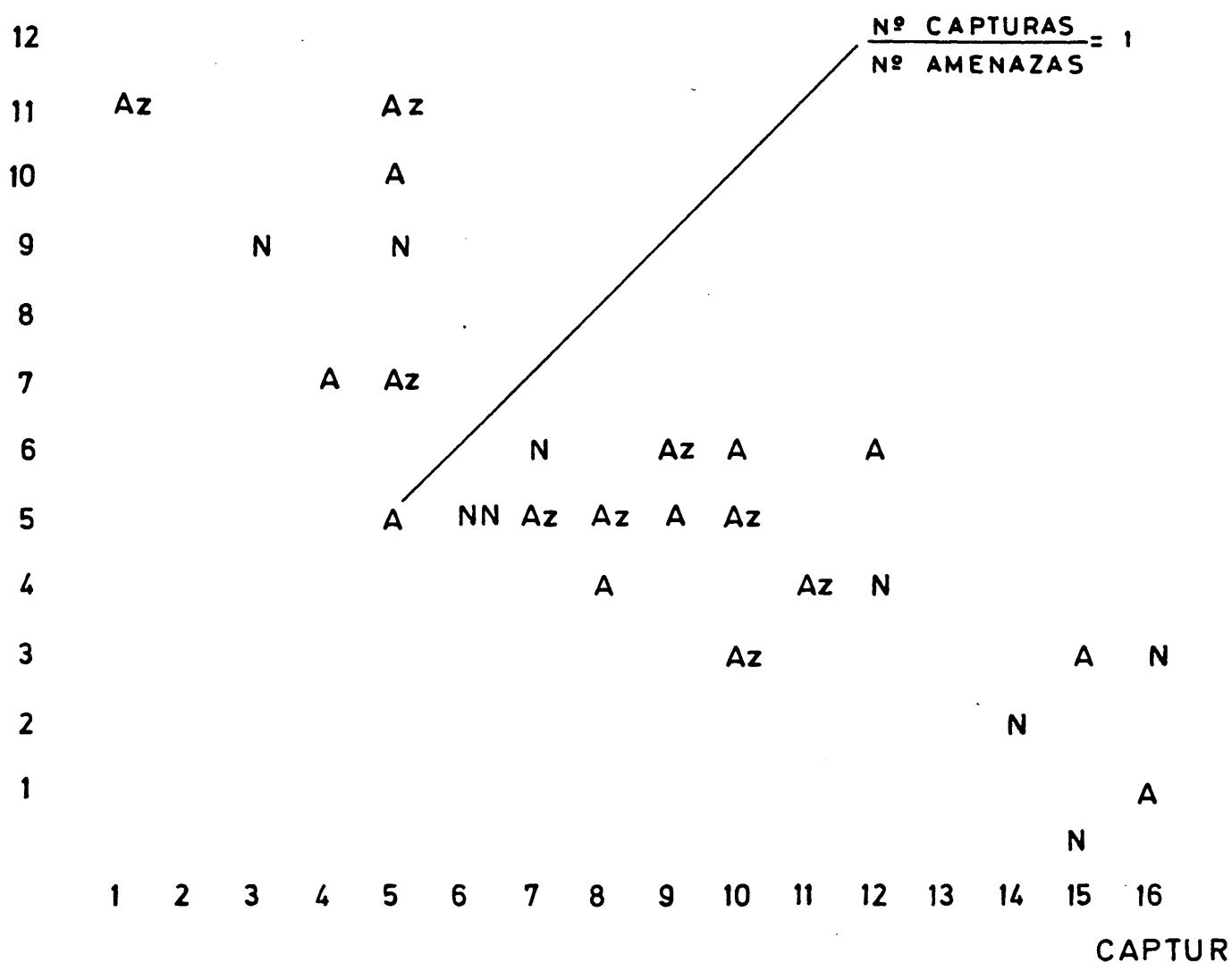


FIGURA 15.- Correlacion entre las respuestas de amenaza y captura para los tres niveles del factor color.

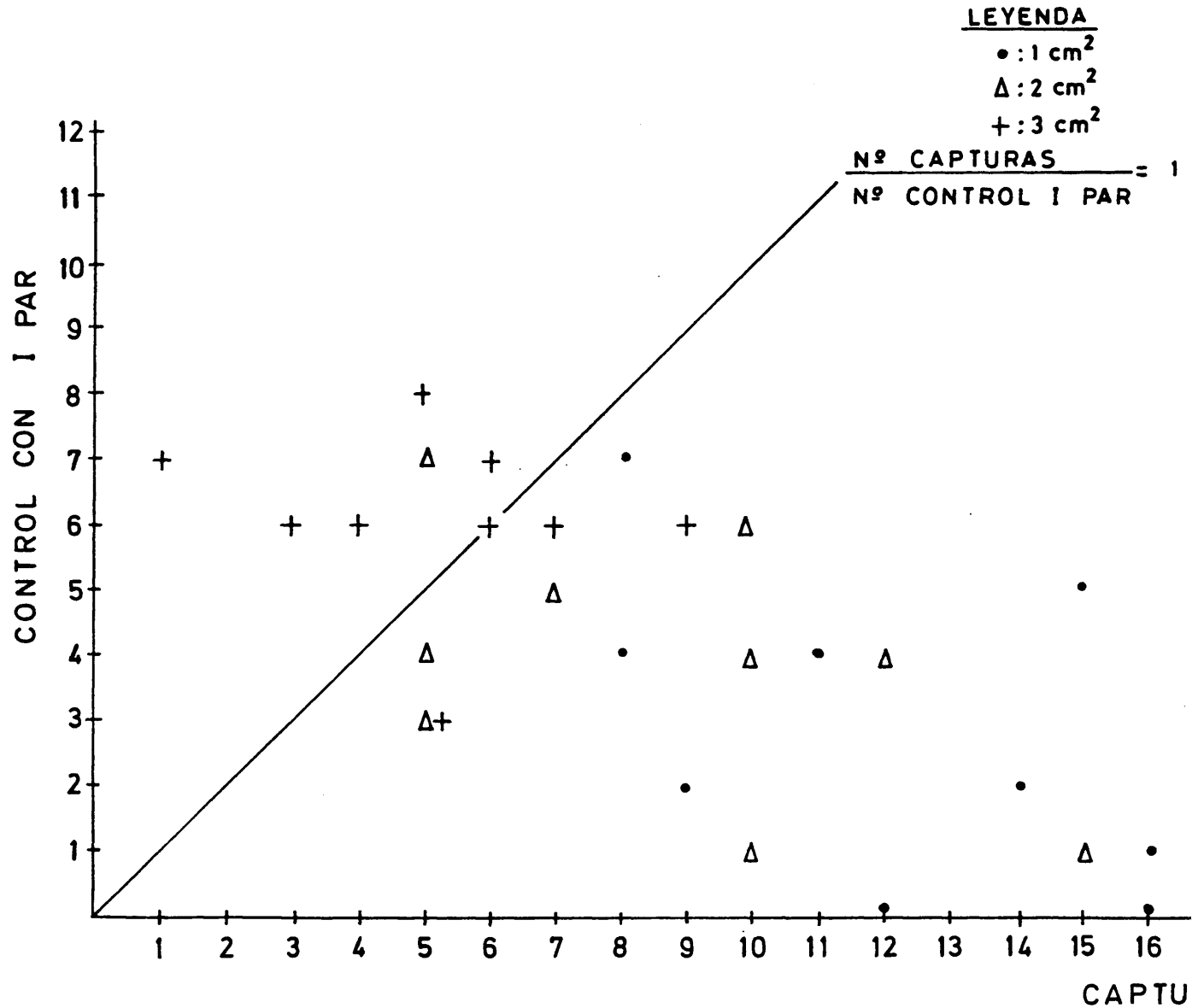


FIGURA 16.- Correlacion entre las respuestas de control con I par y captura para los tres niveles del factor tamaño.

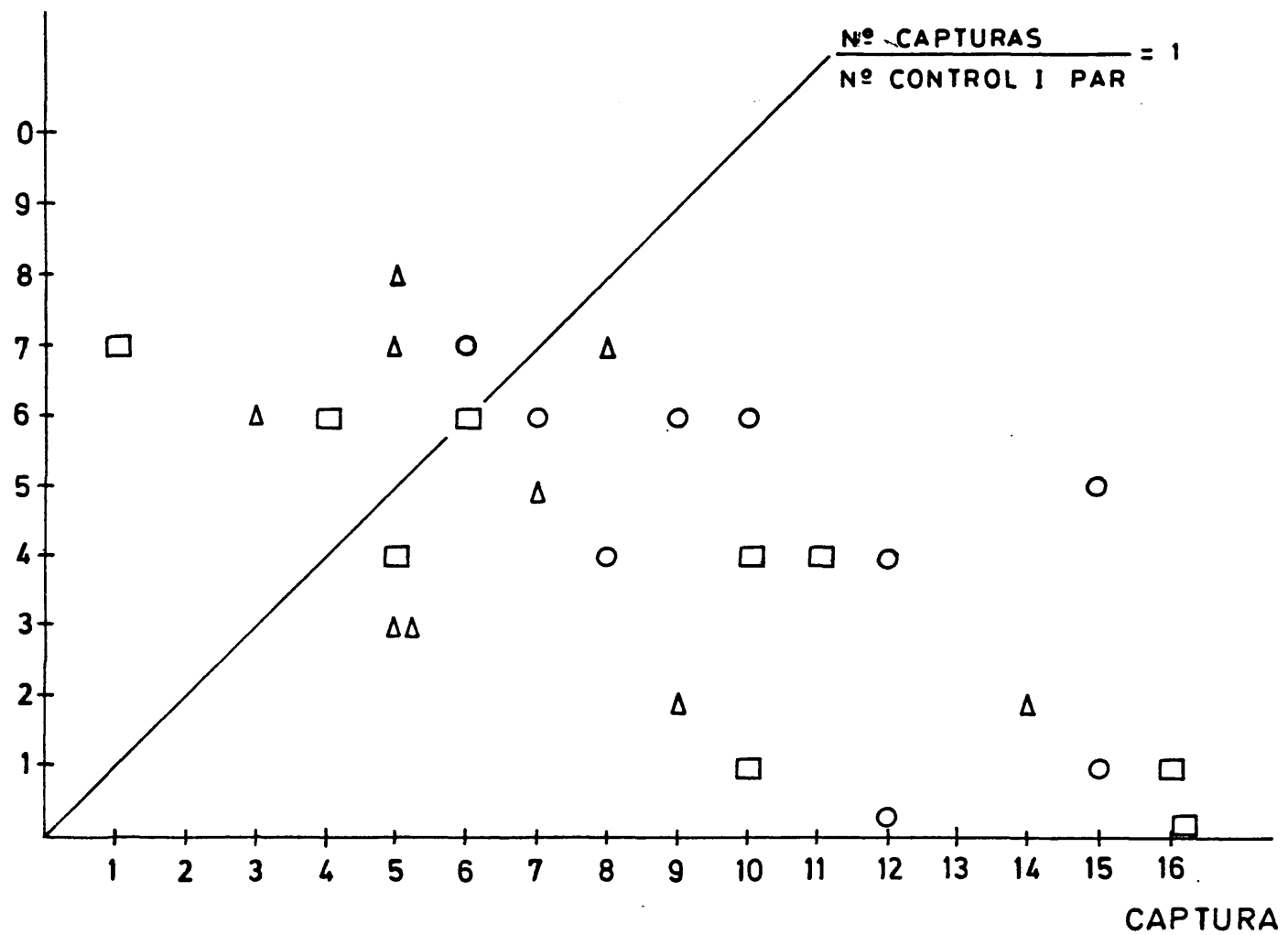


FIGURA 17.- Correlacion entre las respuestas de control con I par y captura para los tres niveles del factor forma.

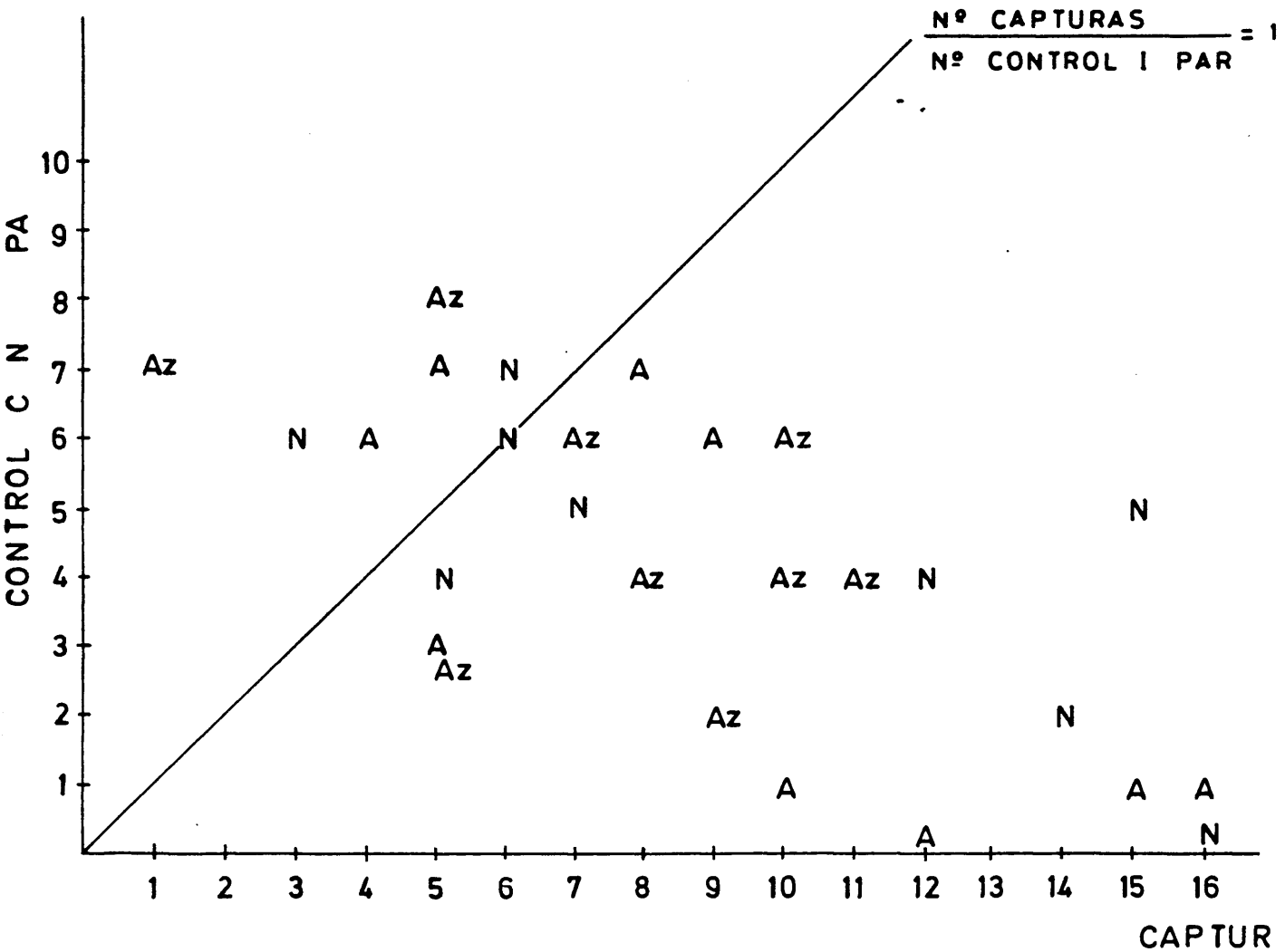


FIGURA 18.- Correlacion entre las respuestas de control con I par y captura para los tres niveles del factor color.

TABLA LXI

MODELO	MEDIA	DESVIACION STANDARD
1 cm ² -triángulo-amarillo	6.45	4.52
1 cm ² -triángulo-naranja	10.3	20.9
1 cm ² -triángulo-azul	8.3	15.99
1 cm ² -cuadrado-amarillo	7.15	4.11
1 cm ² -cuadrado-naranja	4.4	5.52
1 cm ² -cuadrado-azul	7.5	6.38
1 cm ² -círculo-amarillo	7.7	9.87
1 cm ² -círculo-naranja	5.05	4.42
1 cm ² -círculo-azul	13.8	26.46
2 cm ² -triángulo-amarillo	7.7	6.47
2 cm ² -triángulo-naranja	12.75	25.93
2 cm ² -triángulo-azul	12.8	20.87
2 cm ² -cuadrado-amarillo	7.65	5.59
2 cm ² -cuadrado-naranja	8.3	7.42
2 cm ² -cuadrado-azul	5.5	3.36
2 cm ² -círculo-amarillo	7.65	10.24
2 cm ² -círculo-naranja	6.75	6.27
2 cm ² -círculo-azul	6.6	5.17
3 cm ² -triángulo-amarillo	7	5.68
3 cm ² -triángulo-naranja	6.45	3.66
3 cm ² -triángulo-azul	5.95	4.11
3 cm ² -cuadrado-amarillo	7.25	6.42
3 cm ² -cuadrado-naranja	4.5	2.48
3 cm ² -cuadrado-azul	7.45	4.68
3 cm ² -círculo-amarillo	5.75	3.84
3 cm ² -círculo-naranja	9.5	9.69
3 cm ² -círculo-azul	6.55	5.98

$F'_s = 1.4632$ que hay que comparar con $F_{0.05, (26, 205)} = 1.52$.

Por lo tanto como F'_s es menor que el valor tabular aceptamos la hipótesis nula de que las muestras pertenecían a poblaciones de medias idénticas. El tiempo de reacción frente a los señuelos no difiere entre ellos; la media de reacción más baja corresponde al señuelo 2 cm^2 -cuadrado-amarillo y la media de reacción más alta corresponde al señuelo 2 cm^2 cuadrado-azul. El tiempo medio total de reacción 7.66 ± 2.34 sg., que es algo superior al valor medio de reacción frente a la mosca.

El análisis de correspondencias suministra dos factores que, conjuntamente, explican el 77% de la varianza de los datos. El primer factor, el factor I, que denominaremos TAMAÑO-FORMA, nos separa las pautas C1, C2 y A2 de las pautas AM1, AM2, CP1, CP2 y A1, asociando las primeras con los modelos de tamaño pequeño (1 cm^2) y forma no triangular (predominantemente esférica), mientras que el segundo conjunto de pautas se asocia fundamentalmente con los modelos de tamaño grande (3 cm^2) y forma triangular. Podemos considerar que la asociación de la pauta A2 con las pautas C1 y C2 es debido a que aquélla no representa una respuesta de miedo sino una respuesta de indiferencia ante el modelo.

El factor II, que denominaremos CLARO-OSCURO, nos separa las pautas C1, CP1, A1 y AM2 (es decir las pautas en que el animal responde inmediatamente, salvo AM2) de las pautas C2, CP2, A2 y AM1 (es decir las pautas en que el animal tarda en reaccionar, salvo AM1), asociando las primeras con los modelos de color más oscuro (naranja + azul), mientras que las segundas se asocian con los modelos de color más claro (amarillo).

4.4 INFLUENCIA DEL AYUNO SOBRE EL COMPORTAMIENTO PREDADOR.

4.4.1. Influencia del ayuno sobre la actividad locomotora.

Mediante el método expuesto en 3.2.5.1. hemos comprobado que L. fasciiventris Dufour es un arácnido de actividad predominantemente nocturna, no existiendo prácticamente actividad del animal fuera del nido durante el día; ello no quiere decir que se encuentre en una actividad de reposo predadora, puesto que la presencia de alguna presa potencial sobre el brocal del nido desencadena la subida de la araña a éste.

Sin embargo, la actividad diurna no parece correlacionarse con el tiempo transcurrido desde la última vez que se alimentó el animal, tal como se muestra en la Fig. 19, en la que se muestra para un total de 4 animales el total de actividad tanto durante un periodo de diez días de alimentación diaria, como durante un periodo de diez días sin alimentación.

Aplicando un test de Wilcoxon a los valores de actividad durante el periodo de ayuno y durante el periodo de alimentación obtenemos los siguientes valores:

TABLA LXII.- Comparación de la actividad durante el periodo de ayuno y el de alimentación.

T- 360	T= 38	n.s.
T- 326	T= 28.5	n.s.
T- 300	T= 21.5	n.s.
T- 346	T= 9	n.s.

4.4.2. Ayuno y respuesta a la presa.

En primer lugar vamos a considerar los resultado del experimento en que la presa es la moscarda.

Se utilizaron 8 arañas de un lote existente en nuestro laboratorio y que mostraban una respuesta regular frente a la moscarda.

¿Cómo se distribuyen las categorías comportamentales: CAPTURA, CAPTURA FALLIDA, RECHAZA y ALEJA, según los niveles de ayuno?. Esta distribución se muestra en la siguiente Tabla LXIII.

Hemos realizado un ANOVA bifactorial sin interacción de la proporción de capturas mostrada por cada animal en cada nivel de ayuno, y sus resultados se muestran en la Tabla LXIV.

TABLA LXIV.- Análisis de varianza de la proporción de capturas y niveles de ayuno.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
AYUNO	16355.9	9	1817.3	17.6	0.05
INDIVIDUOS	1501.1	7	214.4	2.1	n.s.
RESIDUAL	6502.2	63	103.2		
TOTAL	24359.3	79			

Son significativas todas las diferencias entre medias salvo las siguientes diferencias: dia 3- dia 4; 5-8; 5-10; 8-10; 2-3; 2-4; 6-8; 7-8; 5-6; 5-7; 1-2; 3-6; 3-7; 6-10; 7-10. Es decir que podemos considerar que cuando existe una diferencia de cuatro dias de ayuno el n° de capturas difiere significativamente entre los diversos niveles estudiados.

TABLA LXIII.- Distribución de las respuestas comportamentales (filas) según los días de ayuno

(columnas). Presa: Moscarda.

[illegible]

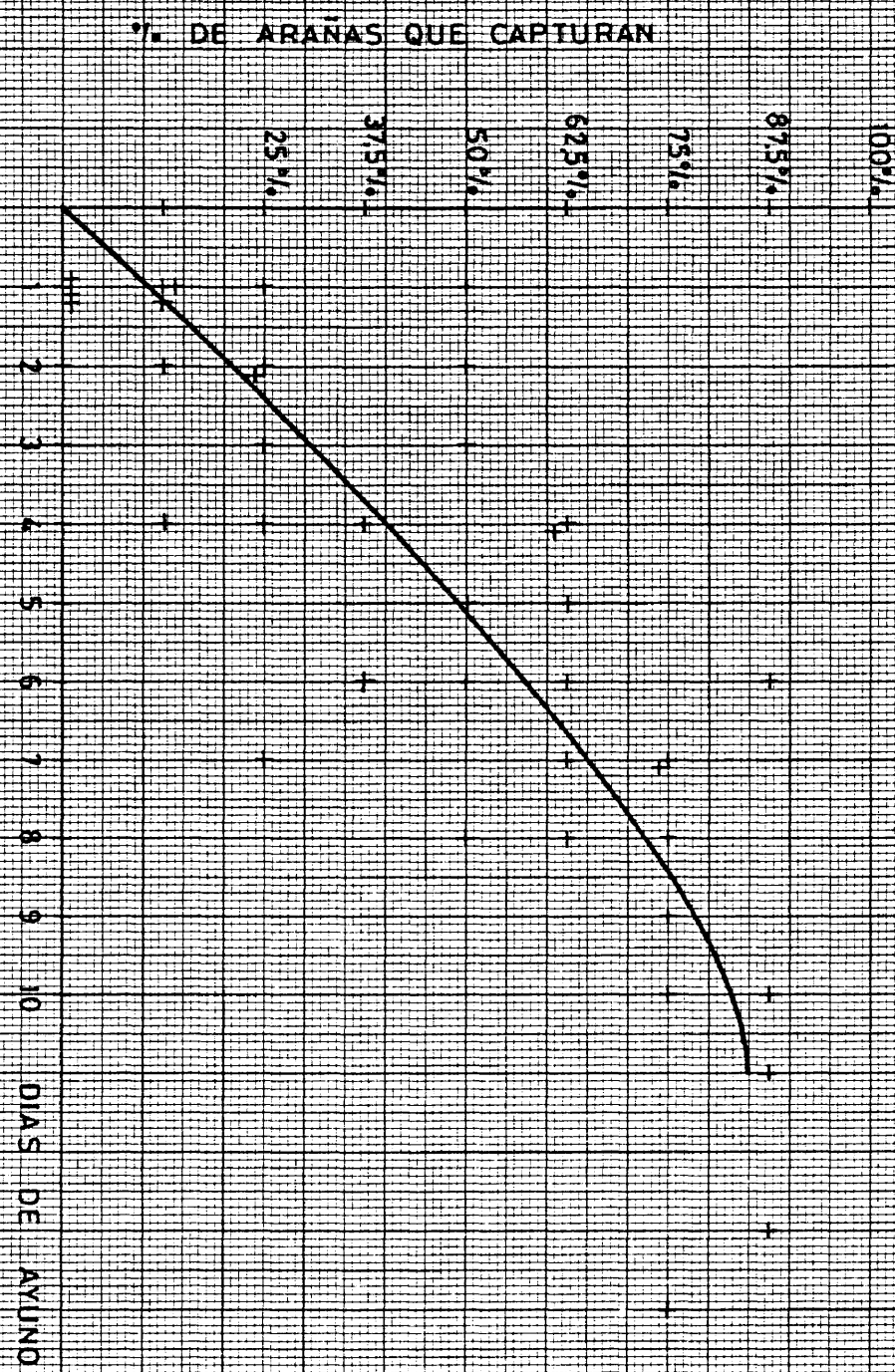


FIGURA 20.-

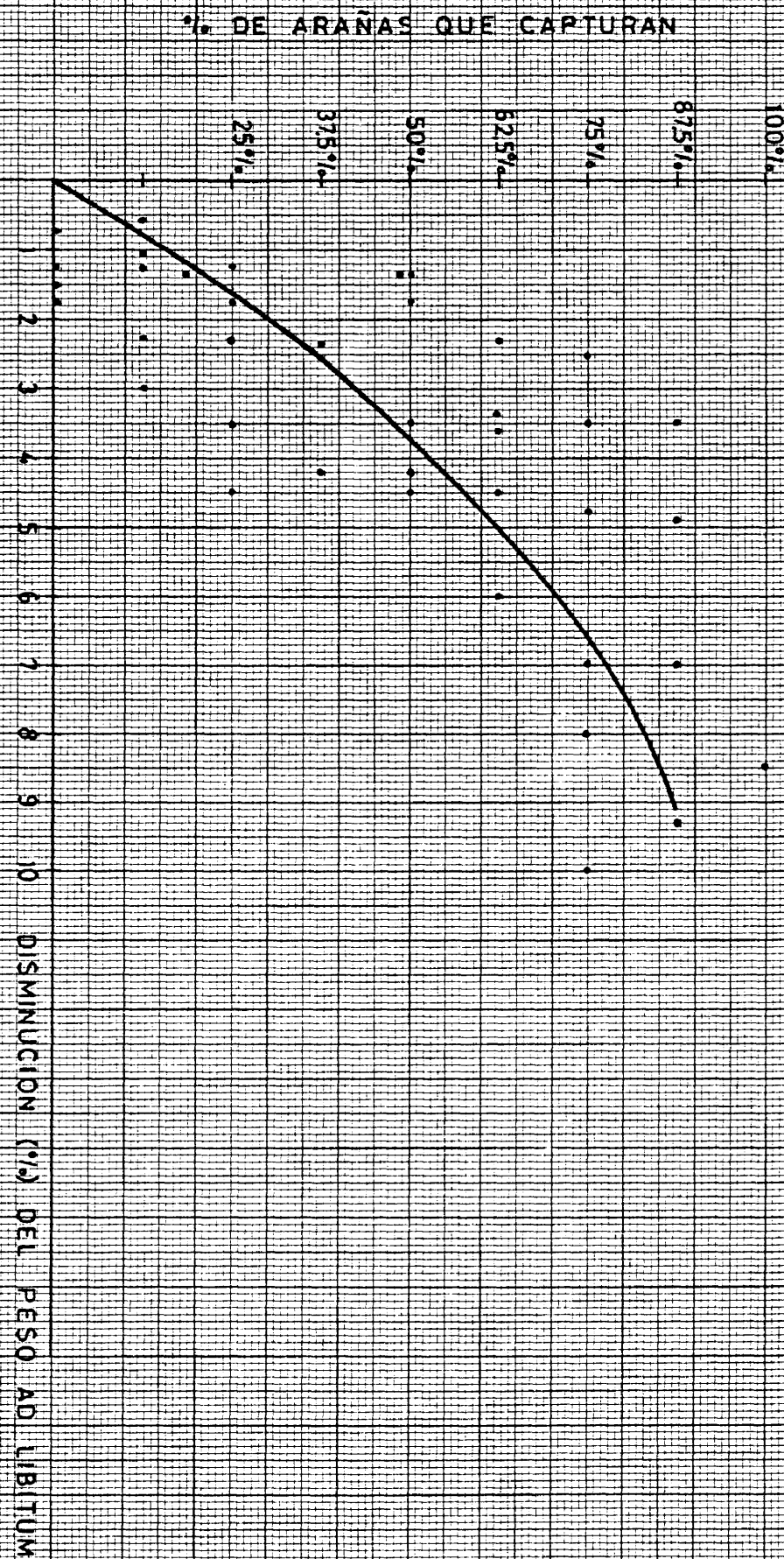


FIGURA 21.-

En las Figuras 20 y 21 representamos el % de arañas que capturan moscarda en relación con los días de hambre (observaciones de 40 días) o con la disminución del peso ad libitum sufrida por la araña; en ambas comparaciones el coeficiente de correlación de Spearman es significativo ($p < 0.05$), siendo su valor de $r_s = 0.84$ en el primer caso y de $r_s = 0.77$ en el segundo caso.

A continuación pasamos a analizar cómo afectan los diversos niveles de ayuno impuestos a los animales experimentales a la distancia de reacción, considerando como tal la distancia a la cual reaccionan (independientemente del tipo de reacción mostrado) los animales. En orden a poder analizar estos datos hemos categorizado los datos en dos categorías: distancia de reacción ≤ 3 cm. y distancia > 3 cm.; y esto lo hemos realizado así en base a nuestro conocimiento previo obtenido durante la obtención de datos para la obtención del etograma.

TABLA LXV.- Análisis de varianza de la distancia de reacción en relación con el ayuno.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
AYUNO	2768.4	9	307.6	1.03	n.s.
INDIVIDUOS	2165.4	7	309.3	1.04	n.s.
RESIDUAL	18775.3	63	298.02		
TOTAL	23709.1	79			

Es decir que el factor ayuno, en los niveles por nosotros estudiados, no aumenta la distancia de reacción de las hembras adultas de L. fasciiventris.

Se podría pensar que los niveles progresivos en la tasa de capturas obtenidos al variar de forma progresiva el estado interno de hambre podrían deberse también a una progresiva familiaridad del predador con la presa; para comprobar ello diseñamos el siguiente experimento.

4 grupos (A, B, C, D) de 4 animales cada uno, con pesos que oscilan entre 1,26 y 2,83 gr. (la adjudicación de cada animal a cada grupo se realiza mediante tablas de números aleatorios) son adjudicados a las siguientes secuencias de ayuno (establecidas previamente al conocimiento de los pesos finales de los animales):

A= 2-6-10

B= 10-6-2

C= 2-10-6

D= 6-2-10

Se le presentan 4 moscas cada día a todas las arañas; la mosca siguiente, cuando ha comido la araña, se presenta al menos 45 minutos después de haber abandonado los restos de la anterior presa. Uno de los componentes del grupo B murió.

Los resultados globales vienen dados en la Tabla LXVI.

TABLA LXVI.- Número de capturas sobre 4 realizadas por los individuos de cada grupo en los tres niveles de ayuno (columnas)(2-H: 2 días de ayuno, 6-H: 6 días de ayuno, 10-H: 10 días de ayuno).

	2-H	6-H	10-H
Grupo A	0	0	4
	1	4	4
	0	3	4
	2	1	3
Grupo B	3	4	2
	2	4	4
	1	3	4
Grupo C	1	3	4
	1	3	4
	1	1	2
	1	0	0
Grupo D	3	2	1
	0	2	4
	4	0	4
	0	3	4

Al aplicar a éstos datos un test de Kruskal-Wallis obtenemos $H = 11.25$ ($5.99, p < 0.05$); por lo tanto la tasa de capturas aumenta significativamente con los días de ayuno. Estos resultados se muestran en la Figura 22.

Cuando se analizan los resultados para cada grupo por separado solamente encontramos diferencias significativas ($p < 0.05$) para el grupo A, mientras que los grupos B, C y D, no son significativos.

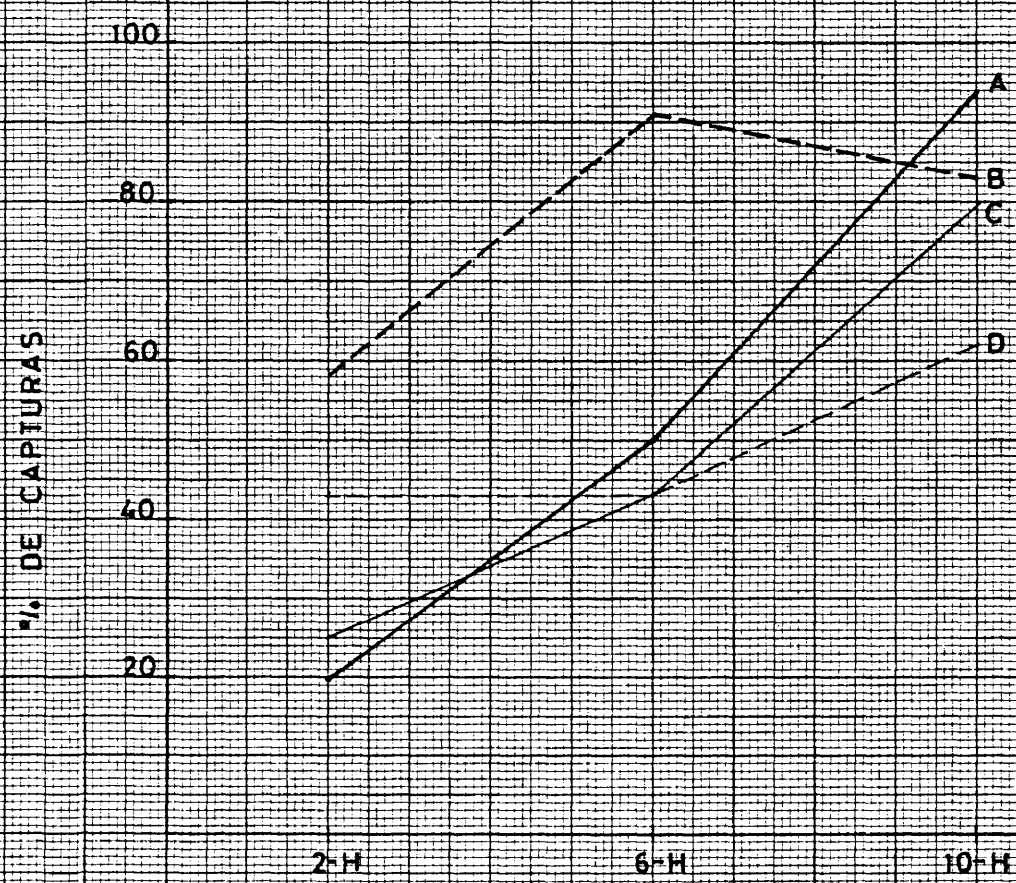


FIGURA.- 22.- % de capturas realizadas por los diversos grupos (A, B, C y D) a lo largo de tres días de ayuno.

TABLA LXVII.- Distribución de las respuestas comportamentales (filas) según los días de ayuno (columnas). Presa: Saltamontes.

	1-H	2-H	3-H	4-H	5-H	6-H	8-H	9-H	10-H	TOTAL
CAPTURA	3	6	6	9	6	5	4	6	11	56
CAPTURA FALLIDA	1	6	4	5	4	0	0	0	0	20
RECHAZA	17	35	36	45	22	11	17	15	31	229
ALEJA	19	21	10	7	4	0	0	0	0	61
TOTAL	40	68	56	66	36	16	21	21	42	366
obs. ind.	5	9	7	9	5	2	3	3	6	

En segundo lugar vamos a estudiar cómo se modifica la distribución de las categorías funcionales (CAPTURA, CAPTURA FALLIDA, RECHAZA y ALEJA) con los diversos niveles de ayuno usando como presa saltamontes. Utilizamos ocho animales (uno de los cuales muere durante la realización del experimento) en los que observamos las reacciones durante los siguientes días de ayuno: 1-H, 2-H, 3-H, 4-H, 5-H, 6-H, 8-H, 9-H y 10-H. Los resultados se muestran en la Tabla LXVII.

Analizamos mediante un ANOVA cómo afecta a la proporción de capturas el factor ayuno: este ANOVA suministra los siguientes resultados:

TABLA LXVIII.- Análisis de varianza de la proporción de capturas y niveles de ayuno.

FUENTE DE	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
<u>VARIACION</u>					
AYUNO	1796.8	8	224.6	1.9	n.s.
INDIVIDUOS	5409.9	6	901.6	7.5	0.01
RESIDUAL	5753.5	48	119.9		
TOTAL	12960.2	62			

Así mismo analizamos cómo modifica el ayuno a la proporción de reacciones que se producen a una distancia menor o igual de 3 cm. Los datos analizados mediante un ANOVA suministran los siguientes resultados:

TABLA LXIX.- Análisis de varianza de la distancia de reacción en relación con el ayuno.

FUENTE DE VARIACION	S.C.	G.L.	VARIANCIAS	F	SIGNIF.
AYUNO	2003.2	8	250.4	1.98	n.s.
INDIVIDUOS	2463.8	6	410.6	3.25	0.01
RESIDUAL	6064	48	126.3		
TOTAL	10531.0	62			

Es importante indicar para comprender los resultados obtenidos con la moscarda y con el saltamontes, que en el primer caso la relación pérdida de peso/peso ad libitum, varia de forma significativa entre los diferentes niveles de ayuno, mientras que en el caso del saltamontes esto no es así.

4.4.3. Ayuno y respuesta a la presa.II.

En este experimento usamos 10 arañas de las mantenidas en nuestro laboratorio, con un peso medio de $1,64 \pm 0,27$ al inicio del experimento.

La correlación entre el % de capturas de moscarda y el % de pérdida de peso es de $r=0,79$ y la correlación entre el % de capturas de saltamontes y el % de pérdida de peso es de $r=0,81$. La correlación entre el % de capturas de moscarda y los días de ayuno es de $r=0,91$ y entre el % de capturas de saltamontes y los días de ayuno es de $r=0,97$.

TABLA LXX.-% de perdida de peso y % de capturas para las dos presas (moscarda y saltamontes).

% de perdida de peso	% capt.moscarda	% capt.saltamontes
0-1.9%	45	29
2-3.9%	57	30
4-5.9%	74	24
6-7.9%	61	33
8-9.9%	85	37
10-11.9%	77	45
12-16.9%	86.5	52.5
17-...%	100	57

TABLA LXXI.-Dias de ayuno y % de capturas para las dos presas (moscarda y saltamontes).

dias de ayuno	% capt.moscarda	% capt.saltamontes
2	36	15
4	36	15
6	61	20
8	66	40
10	61	36
12	76.5	41
14	81.5	47
16	90	51
18	100	60
20	91	60

¿En qué grado coinciden las reacciones frente a la moscarda y el saltamontes?, o dicho de otro modo ¿la captura de la moscarda (presa pequeña) en qué grado implica la captura del saltamontes (presa grande). En la Tabla LXXII representamos el nº de veces que la captura/no captura de una presa es seguida por la captura/no captura de la otra presa en función del % de pérdida de peso.

TABLA LXXII.-% de respuestas (filas) y % de pérdida de peso.

	0-1.9%	2-3.9%	4-5.9%	6-7.9%	8-9.9%	10-11.9%	12-16.9%
NO CAPT.MOSCARDA -NO CAPT.SALTAM.	45	46	27	36	08	14	14
CAPT.SALTAM.- NO CAPT.MOSCARDA	05	04	00	04	04	05	00
CAPT.MOSCARDA- NO CAPT.SALTAM.	18	29	45	32	50	38	38
CAPT.MOSCARDA- CAPT.SALTAM.	32	21	27	28	38	43	52

4.5. PELOS ESCOPULARES DE LAS PATAS Y CAPTURA DE PRESAS DIFICILES.

Previamente se observó el comportamiento predador de todos los animales usados e intactos morfológicamente, y se grabó en video para su análisis cuadro por cuadro.

De las 17 observaciones realizadas con los pelos escopulares de las pataas afeitados, en 6 de ellas el saltamontes logró escapar del primer intento de captura, aunque posteriormente fue capturado, y en las 11 restantes el saltamontes fue capturado en el primer intento. En general las arañas contactaban inicialmente con los tarsos del I Par de patas, o del I y II Par, para a continuación adelantar el cuerpo hacia el saltamontes e intentar morder y a continuación adoptar, en general, la pauta de PATAS PLEGADAS. La presa escapaba precisamente tras el contacto con el I (o I y II Par) Par. Uno de los fallos en la captura se puede asimilar, sin embargo a la realización de una pauta de control por parte de la araña, consistente en tocar con el I Par.

Todas las arañas menos una perdieron en una ocasión una presa, por lo que podemos excluir un efecto idiosincrásico.

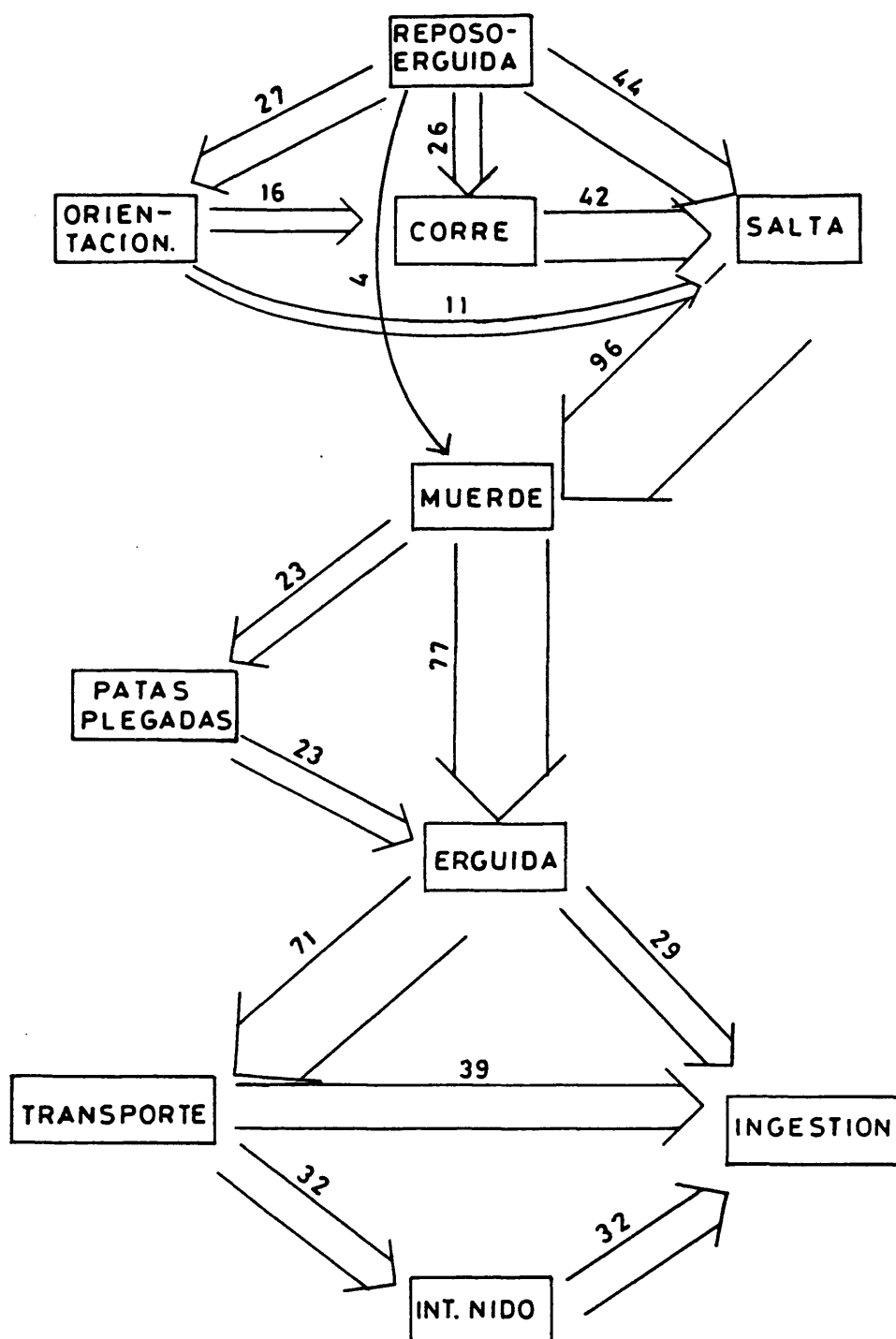
Las observaciones en que la araña realizó la captura surgiendo rápidamente desde el interior del nido (3) tras haberse situado el saltamontes sobre el brocal de éste, finalizaron siempre con la captura de la presa.

5. DISCUSION.

5.1. VARIABILIDAD DEL COMPORTAMIENTO PREDADOR.

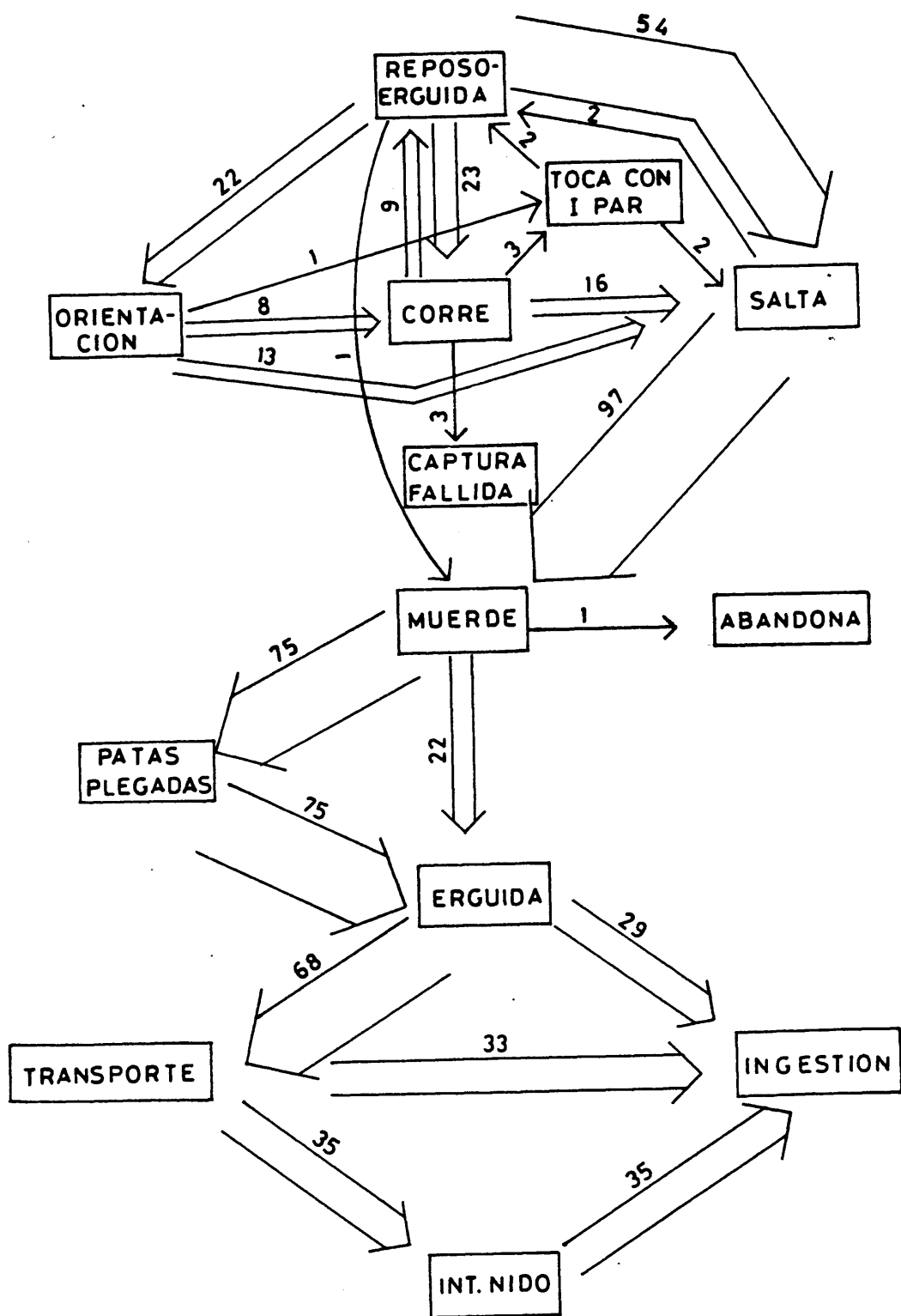
Aunque L. fasciiventris Dufour presenta un pequeño número de pautas predatoras, éstas se encadenan de manera diferente para enfrentarse a cada presa particular, tal como ROBINSON y OLAZARRI (1971) discuten en su estudio de Argiope argentata. Así de la comparación de los dos tipos de secuencias más extensamente estudiados por nosotros (fig. 23 y fig. 24), correspondientes, respectivamente, a una presa pequeña y una presa grande, observamos que la diferencia fundamental se encuentra en la transición entre la pauta MORDER y las pautas ERGUIDA o PATAS PLEGADAS; en el caso de la moscarda la transición más probable es la de MORDER \longrightarrow ERGUIDA mientras que en la del saltamontes es la de MORDER \longrightarrow PATAS PLEGADAS (Tabla VI, pág. 87) en la que se pone en juego las tres adaptaciones básicas para la captura propuestas por ROVNER (1980): longitud de las patas, músculos flexores de éstas y pelos adhesivos de la escópula; sin embargo en ambos casos existen excepciones que nos dan una indicación de que la respuesta comportamental de la araña no es algo que una vez desencadenado transcurre automáticamente, sino que responde en todo momento a los problemas de manejo planteados por la presa y, así, si la araña ha pasado un tiempo prolongado de ayuno, al intentar capturar una moscarda, probablemente deba utilizar la pauta PATAS PLEGADAS para evitar que aquélla escape. Pero éste tipo de respuesta se altera si la presa de tamaño grande puede ser también peligrosa para la integridad del predador, como es el caso del grillo, modificando entonces la araña su respuesta, para intentar retener al grillo mordido contra el sustrato hasta que el veneno realice su acción, y en todo caso modificando el lugar de la mordedura.

La araña reacciona frente a la moscarda tanto saltando como corriendo, pero predomina la primera pauta ($p < 0.001$), asegurando de este mo-



ETOGRAMA PREDACTION MOSCARDA

FIGURA 23.-



ETOGRAMA PREDACION SALTAMONTES

do la captura de la presa; y con predominio de las pautas realizadas a una distancia ≤ 3 cm (Tabla II, pág. 78). Frente al saltamontes la araña también reacciona predominantemente ($p < 0.001$) saltando sobre él y cuando se encuentra a una distancia ≤ 3 cm (Tabla IV, pág. 85). Una vez que la araña ha capturado cualquiera de las presas, la transportará, con preferencia (fig. 23 y 24) a consumirla en el mismo lugar, aunque el transporte no necesariamente ha de ser al interior del nido; probablemente en la naturaleza el transporte será siempre al nido, porque la captura habrá sido realizada en las proximidades de éste; en cualquier caso, en nuestras observaciones, cuando la captura se producía en el brocal del nido o cerca de éste, siempre se producía transporte al interior de él, o si la araña era perturbada tras la captura era bastante probable que buscara la entrada del nido.

En ambos casos, tanto con la moscarda como con el saltamontes las capturas se han producido preferentemente a una distancia ≤ 3 cm, y en mayor cantidad cuando las presas se aproximan frontalmente que cuando lo hacen lateral o posteriormente, (Tabla II, pág. 78; Tabla IV, pág. 85). La preponderancia de las reacciones frontales o laterales sobre las posteriores se debe principalmente al hecho de que el nido de la mayoría de las arañas que se han observado en el laboratorio era construido en una esquina del terrario imposibilitando de este modo una aproximación por igual por todos los lados de aquél.

Las hembras adultas de *L. fasciiventris* adoptan por tanto una estrategia de "sentarse y esperar" de acuerdo con la proposición de RIECHERT y LUCZAR (1982) y, por ello deberían ser denominadas más apropiadamente (que arañas-lobo) como "arañas cazadoras al acecho sin tela".

Los estímulos que parecen desencadenar la orientación previa a

la captura en las hembras adultas de L. fasciiventris son principalmente de tipo visual y vibratorio, predominando aquéllos sobre éstos; la existencia de los estímulos vibratorios parece deducirse de la respuesta de orientación mostrada por arañas que, encontrándose en el interior del nido, han subido al brocal al situarse una presa sobre éste, o tras la aproximación posterior de una presa, aunque en éste caso es más improbable que la presa no haya podido ser localizada visualmente por la araña puesto que debemos recordar la disposición en torreta elevada de los ojos medianos posteriores. Trás la orientación por estímulos vibratorios la presa ha de ser detectada visualmente, puesto que si permanece estática, la araña también permanecerá, aunque en algunas ocasiones explorará el medio circundante mediante movimientos del I Par, que pueden inducir en la presa el movimiento y por lo tanto la detección.

Es de destacar también cómo, en las capturas realizadas en el brocal, la araña mantiene el contacto con éste mediante una o ambas patas del IV Par (Fig. 5, pág. 72; Fig. 6, pág. 81), y ésta sería la explicación para la observación, en situaciones en que la captura se efectúa lejos del nido, en que una de las patas del IV Par permanece estiradas, sobre todo cuando en la captura la araña adopta la postura de "patas plegadas". Una vez más ésta sería una indicación de que L. fasciiventris es un predador al acecho, y fundamentalmente al acecho desde el brocal del nido; y cuya captura se produce fundamentalmente en distancias cortas reteniendo a la presa mediante mordedura, una combinación de mordedura y sujección con los I, II y III pares de patas, o con mordedura e intentando retener contra el sustrato y manteniendo alejadas de sí las extremidades de una presa peligrosa.

ROBINSON y OLAZARRI (1971) proponen para el comportamiento predador

de Argiope argentata un modelo con etapas de decisión o de discriminación. En L.fasciiventris, creemos que también podemos hablar de etapas de discriminación :

a) la primera discriminación, realizada durante la aproximación de la presa, conjuga estímulos internos que, genericamente, denominaremos "hambre" (ver 4.4.2., página 157) con estímulos de la presa como son el tamaño, velocidad, color (ver 4.4.3., página 168), lo cual conducirá a que la araña reaccione capturando o rechazando o alejándose de la presa. El hecho de que L.fasciiventris pueda percibir a las presas a una distancia superior a aquélla en que se produce la captura (ACOSTA y ORTEGA, 1981), o el hecho de que a una distancia fina de 5 cm la araña tarde en reaccionar un promedio de 4-5 sg., tal como muestran las figuras 26 (pag. 185), 27 (pag. 186), 28 (pag. 187) y 29 (pag. 188), abundaría en esta proposición nuestra de una etapa discriminativa.

b) También podríamos considerar como etapa discriminativa el uso con algunas presas grandes, como son el grillo y el saltamontes, de la pauta "TOCA CON I PAR" (fig. 24, pag. 175), no manifestada en cambio con una presa pequeña como la moscarda.

c) la última etapa discriminativa sería la que realiza la araña entre objetos comestibles y no comestibles; esta discriminación se realiza tras morder al objeto y en ella intervendrían bien estímulos propioceptivos, v.g.: cuando se le presenta a la captura un insecto muerto tiempo atrás, y que por lo tanto sólo consiste en el exoesqueleto, y que tras ser mordido varias veces es abandonado, bien estímulos químicos, como cuando capturan algunos insectos desagradables como es la mariquita, tras lo cual manifiestan un comportamiento de restregar la zona bucal contra el sustrato.

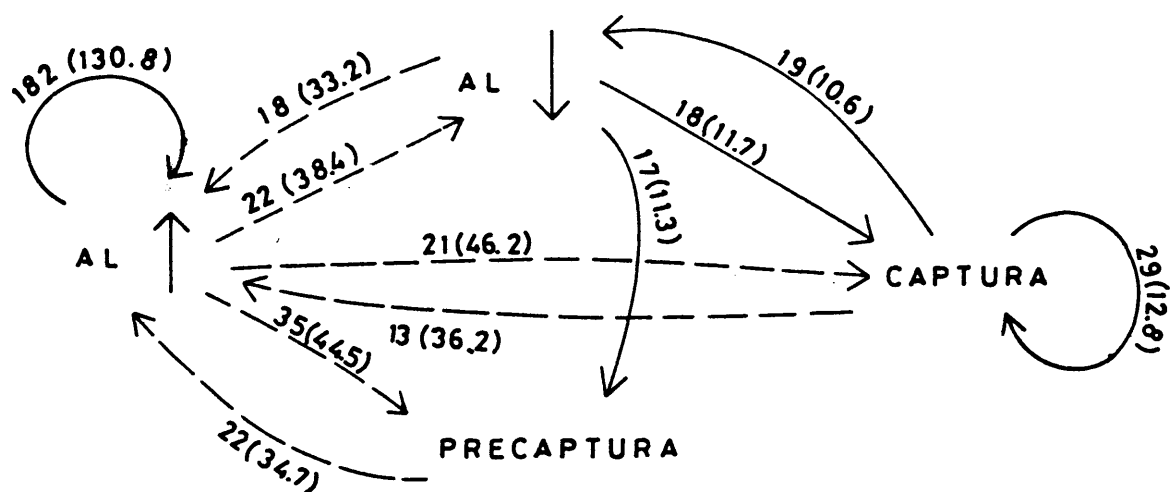
5.2. DESARROLLO DEL COMPORTAMIENTO PREDADOR.

De la comparación de los resultados de los dos grupos de arañitas sin experiencia previa con presa observamos que :

- a) La reacción inicial y general de los componentes del grupo aislado inmediatamente de salir del capullo (Grupo Septiembre) es una reacción de alejarse rápidamente ("alejarse corriendo") de la presa, mientras que la reacción inicial y general de los componentes del grupo aislado tras abandonar espontáneamente el abdomen de la madre (Grupo Diciembre) es la de capturar la presa (fig. 7, pag. 92), y si se producían reacciones de alejamiento éstas se traducían en un desplazamiento más lento.
- b) Esta reacción de "alejarse corriendo" va disminuyendo gradualmente (fig. 8, pag. 93) y, también gradualmente, empieza a aparecer desde la 4ª presa la reacción de "alejarse andando" para pasar a predominar sobre aquélla.
- c) La respuesta de captura empieza a aparecer de forma intensa a partir de la 8ª presa y las oscilaciones que sufre en los encuentros subsiguientes podrían explicarse como oscilaciones de la motivación subyacente, el hambre.
- d) De forma similar podríamos explicar las oscilaciones de la respuesta en el Grupo Diciembre, ya que si un animal había comido la presa anterior probablemente se encontraría parcialmente saciado para capturar la siguiente presa.
- e) El tiempo de reacción (fig. 9, pag. 94; fig. 11, pag. 100) es también menor en el Grupo Diciembre que en el Grupo Septiembre; pero, aunque no hemos realizado análisis al respecto, no parece mejorar con las sucesivas presas.

f) En el grupo Septiembre la transición de la fase inicial de "alejarse corriendo" a la fase de "captura" se canaliza a través de un conjunto de pautas (Fig. 25, pag 180b); después que las arañitas han empezado a capturar la reacción frente a sucesivas presas será predominantemente o bien una nueva capturar o bien "alejarse andando", de acuerdo con el estado interno del animal. Como se observa en la Fig. 25 existe una ligazón positiva entre la pauta de "alejarse andando" y la de "captura", y ello en ambos sentidos; la ligazón es también positiva para la pauta de "captura" consigo misma; la pauta de "alejarse andando" también está ligada positivamente con la pauta de "precaptura". La pauta "alejarse corriendo" sólo es seguida de forma positiva por ella misma, mientras que con el resto de las pautas la transición es inhibida.

g) En el Grupo Diciembre, podemos considerar que el animal ha madurado de tal manera que deja ya de reaccionar con pautas de miedo frente a la presa. Y este cambio, en que una vez que el animal comienza a independizarse de la madre reacciona con la respuesta de "captura" y "alejarse andando" creemos que no se puede atribuir a la experiencia de la arañita con la presa sino a un efecto de maduración del animal que finaliza cuando desciende del abdomen de la madre; no creemos que sea atribuible tampoco este cambio a aprendizaje de la reacción de la madre frente a las presas puesto que las crías forman generalmente varias capas sucesivas sobre el abdomen de la madre y siempre habrá suficientes individuos que no hayan observado la acción; además pocos individuos jóvenes se aproximan a la presa una vez que



— : TRANSICIONES SIGNIFICATIVAS EN LAS QUE EL VALOR OBSERVADO ES MAYOR QUE EL ESPERADO, (ENTRE PARENTESIS).

--- : TRANSICIONES SIGNIFICATIVAS EN LA QUE EL VALOR OBSERVADO ES MENOR QUE EL ESPERADO, (ENTRE PARENTESIS).

FIGURA 25.— Diagrama de transición de las respuestas predatoras del grupo septiembre.

ha sido cazada por el individuo adulto y, sólo casualmente, se han observado arañitas en un número pequeño (3-4) alimentándose de los restos -sólidos o líquidos- de las presas.

Como señala HINDE (1970) parece necesario, antes de realizar otros análisis, una descripción del modo en que cambia el comportamiento con la edad. En la realización de los dos experimentos sobre la ontogenia del comportamiento predador nos habíamos planteado la pregunta de si, antes de la separación normal entre la madre y las crías, era posible que éstas mostraran una respuesta predadora hacia una presa potencial; y si esto no era así podría entonces estar justificado el mantenimiento de las crías sobre la madre hasta que madurasen los mecanismos neurales y motores que sustentan dichos comportamientos. Se ha comprobado que, efectivamente, las crías a los 6-7 días de edad, poseen los mecanismos subyacentes para poder capturar a una presa de un tamaño adecuado, aunque se precisa un proceso de "habituación" (o "experiencia": el conjunto de las contribuciones de la estimulación procedente del medio del individuo en desarrollo) como muestra el hecho de la aparición progresiva (con el contacto con la presa) de la pauta de "alejarse andando" y la disminución también progresiva de la pauta inicial de "alejarse corriendo"; así mismo el hecho (fig. 25, pag. 180p) de que tras disminuir la evitación rápida el comportamiento oscila entre la captura y la evitación lenta nos reafirma en la existencia de un proceso de habituación.

Los movimientos que he agrupado bajo la categoría de "precaptura" se pueden considerar como movimientos de captura incompletos, cuya realización conduciría a la "maduración" de la respuesta total a través

de la retroalimentación propioceptiva (HINDE,1970).

Ambos procesos de "habitución" y de "maduración" podrían ser realizado por las arañitas sobre la madre, en interacción con sus hermanas y con el medio ambiente, ya que no permanecen de forma continua sobre la madre sino que suben y bajan de ella, se disponen sobre el brocal del nido e interactúan entre ellas sobre aquél. Ello explicaría la aparición completa del comportamiento de captura en el Grupo Diciembre, tanto desde el punto de vista motivacional (evitación lenta) como del patrón de movimientos.

Así pues, podemos considerar que el comportamiento predador es, en su aspecto morfológico, una secuencia de actos de aparición brusca o sucesiva; para que esta secuencia aparezca es necesario una etapa previa de maduración del animal que ha de realizarse sobre la madre, o si la interacción ocurre durante esta etapa de maduración, es necesaria una etapa de habituación a la presa, de superación de una respuesta de miedo, que por otro lado también se muestra frente a otras arañitas no relacionadas genéticamente (ORTEGA y col., 1979; ORTEGA y PABLOS, 1983).

5.3.SISTEMA VISUAL Y PREDACION.

Tal como señalan otros autores,por ejemplo FOELIX (1982),para los Lycósidos el sentido de la visión es vital tanto para la predación como para el reconocimiento intraespecífico.

Los experimentos que se han realizado sobre el papel del sistema visual en la predación intentan ser una primera aproximación,puramente comportamental,al problema,y un intento de comprobar la afirmación de MELAMED y TRUJILLO-CENOZ (1971) de la existencia de retinas móviles en los ojos OMA,de lo cual surgiría la hipótesis de que estos ojos estarían implicados en la fijación espacial en todo momento del objeto situado frontalmente.Es importante reseñar que mientras que el sistema visual de la Fam. Salticidae ha sido ampliamente estudiado,el de la Fam. Lycosidae sólo ha sido estudiado anatómicamente,pero no fisiológica ni comportamentalmente.

Hemos de señalar,en primer lugar,que la reacción predominante en las situaciones CONTROL es de capturar según la secuencia normal descrita en el etograma,y el tiempo de reacción es tambien similar.(Fig. 26,pag.185;Fig. 27,pag.186;Fig. 28,pag.187;Fig. 29,pag.188)

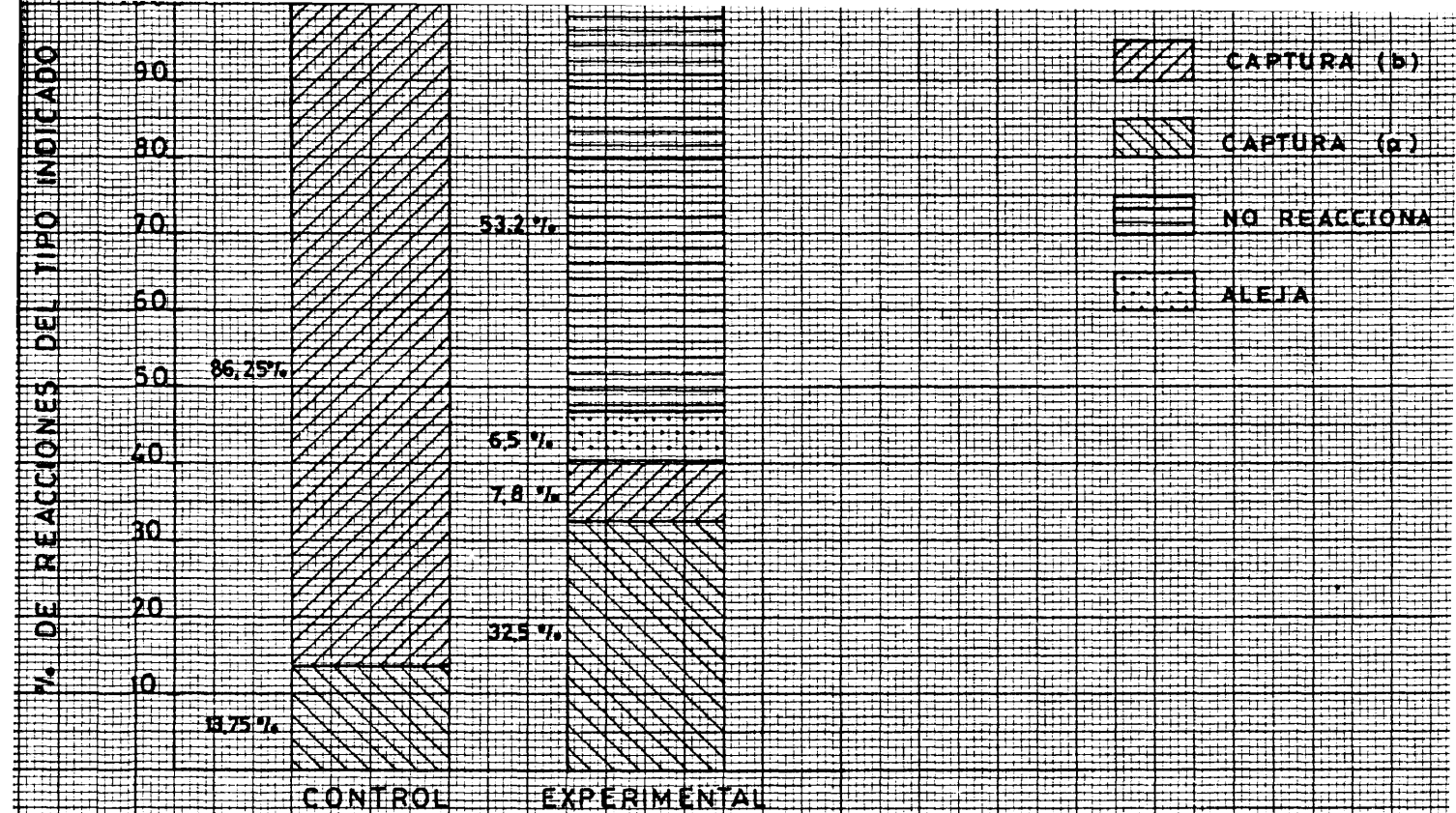
Cuando tapamos los ojos de la fila superior (ojos secundarios superiores)(OMP-OLP) aumenta un 6.25% la proporción de capturas anómalas disminuyendo la proporción de capturas normales fundamentalmente a causa de que existen observaciones en que los animales no reaccionan.La proporción de capturas anómalas/capturas normales es de 0.35.Una vez que destapamos los ojos la proporción de respuestas es similar a la de la situación control.(Fig. 27,pag.186).

Cuando tapamos los ojos de la fila inferior (ojos principales y secundarios inferiores)(OMA-OLA)la proporción de capturas anómalas au-

-menta un 18.76%, disminuyendo grandemente la proporción de capturas normales; la proporción de capturas anómalas/capturas normales es de 4.2; comparativamente es también mayor el nº de veces que no reaccionan los animales (Fig. 26, pag. 185). En principio estos resultados estarían de acuerdo con la hipótesis de que la detección de la posición de la presa es realizada fundamentalmente por los ojos principales. Cuando tapamos los ojos OMA (ojos principales) (Fig. 28, pag. 187) la proporción de capturas anómalas/capturas normales pasa de un valor de 0.03 en la situación CONTROL a un valor de 2.6 en la situación EXPERIMENTAL; esta proporción no difiere significativamente de la observada en el test OMA-OLA (Tabla LVI, pag. 137); a su vez la proporción de "NO REAC-CIONA" no difiere tampoco significativamente de la observada en el test OMA-OLA (Tabla LIV, pag. 136).

Con los ojos OMA tapados un 6.25% de las respuestas son Amenazas y un 11.25% de respuestas consiste en Alejarse de la presa; tras destapar los ojos OMA no se retorna en los 8 días observados a la situación CONTROL, aunque la proporción de capturas anómalas/capturas normales vuelve a ser baja (Fig. 28, pag. 187).

Al tapar los ojos OLA (Fig. 29, pag. 188) aumenta sólo un 10% la cantidad de capturas anómalas, fundamentalmente a expensas de la aparición de respuestas de Amenaza (25%), de No Reacciona (11%) y de Alejarse (11%). La proporción de capturas anómalas/capturas normales pasa de un valor de 0.06 en la situación CONTROL a un valor de 0.38 en la situación EXPERIMENTAL; esta proporción difiere significativamente entre los tests OMA-OLA y OLA, y también difiere significativamente entre los tests OMA y OLA (Tabla LVI, pag. 137); por otro lado, no difiere entre los tests OMP-OLF y OLA. En cuanto a la proporción de "NO RE-



OMA-OLA TAPADOS

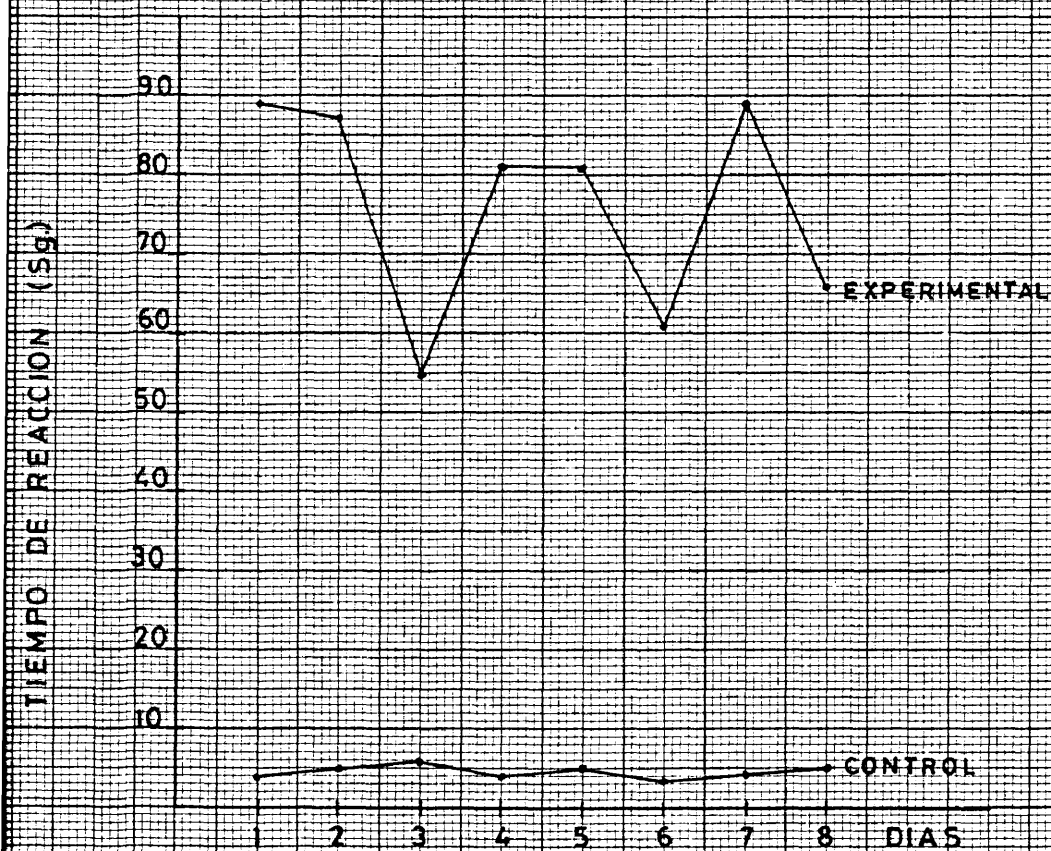
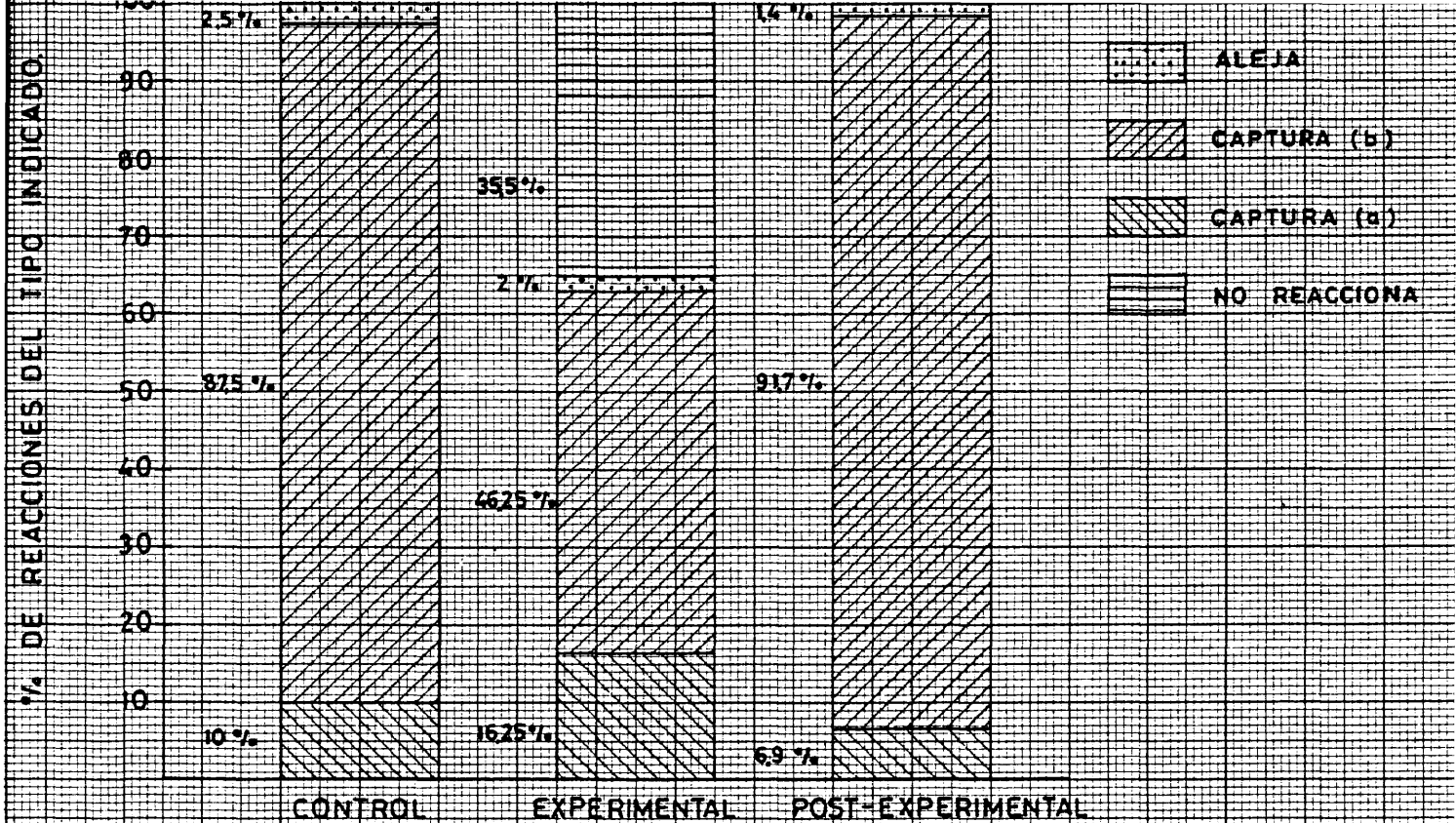
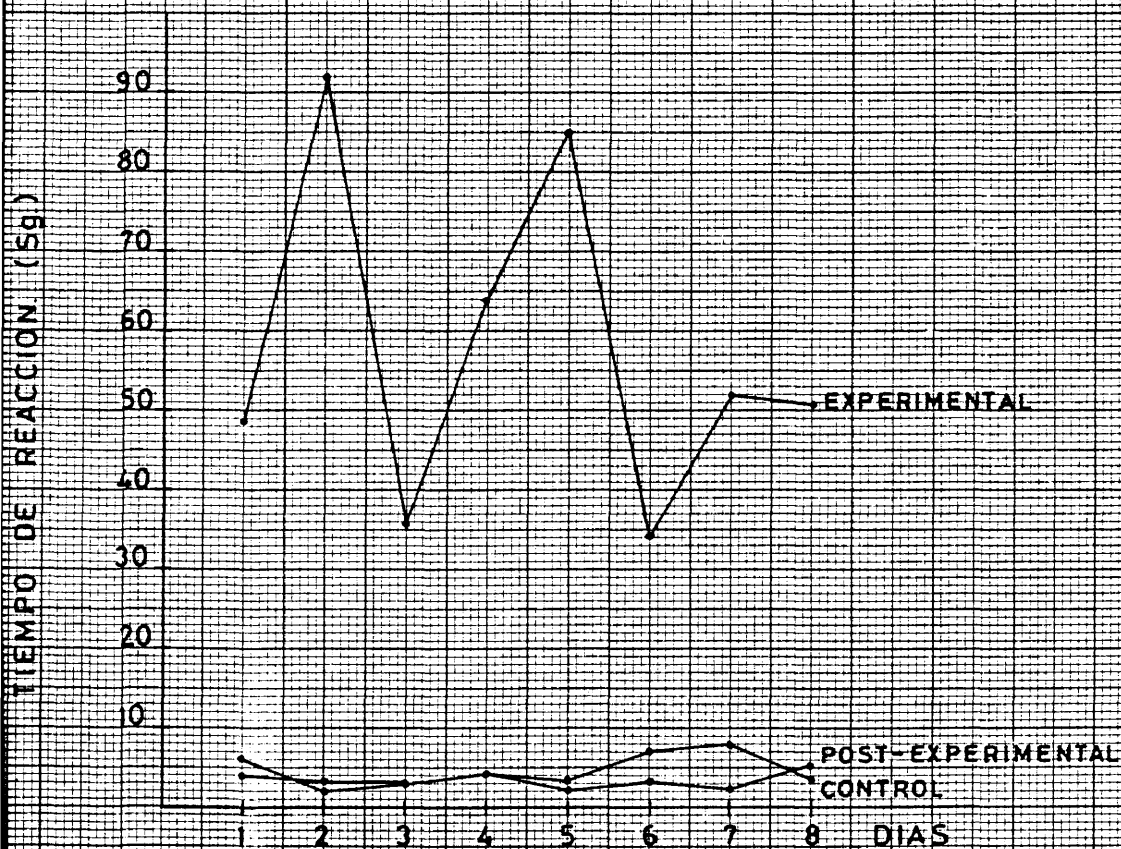
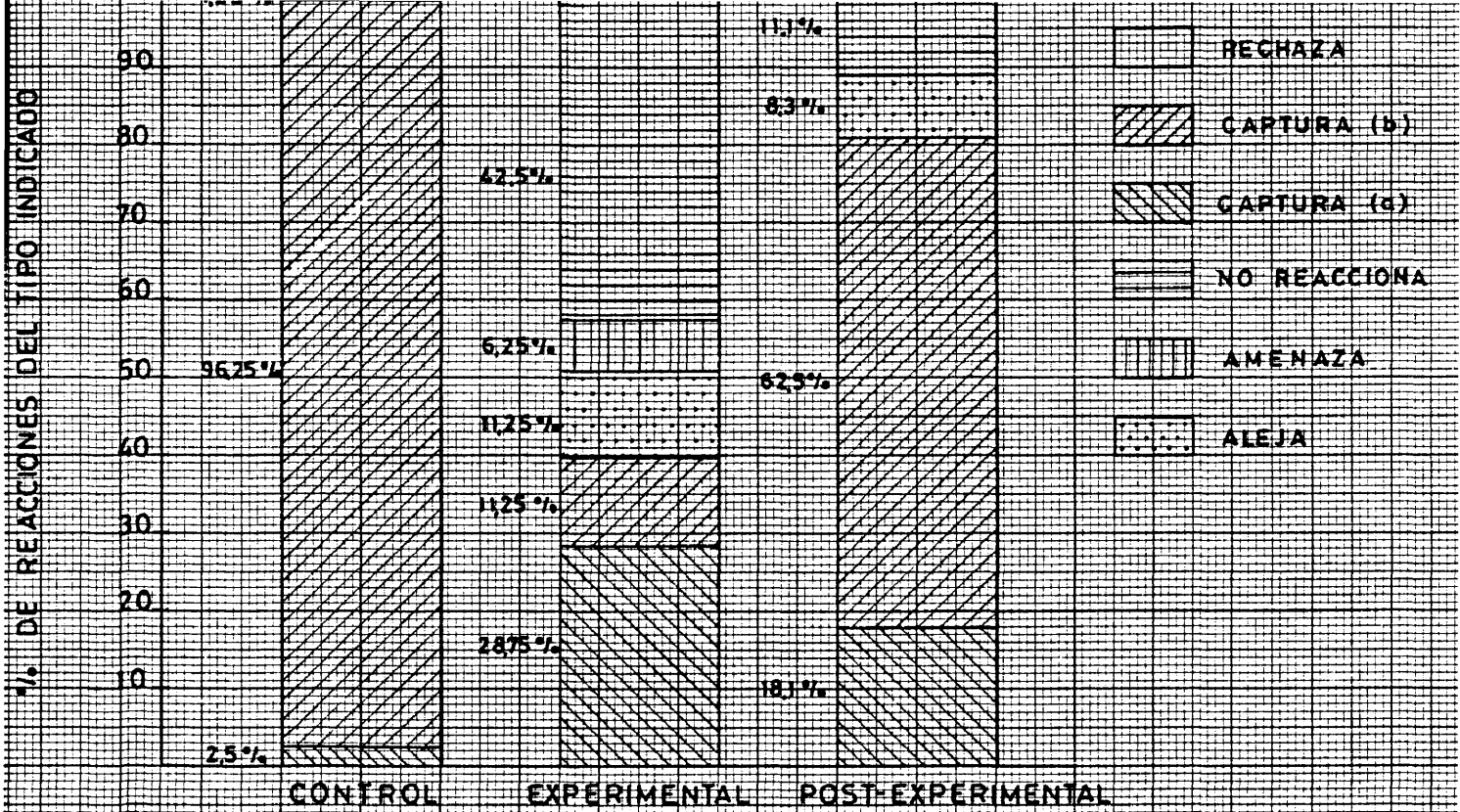


FIGURA 26-

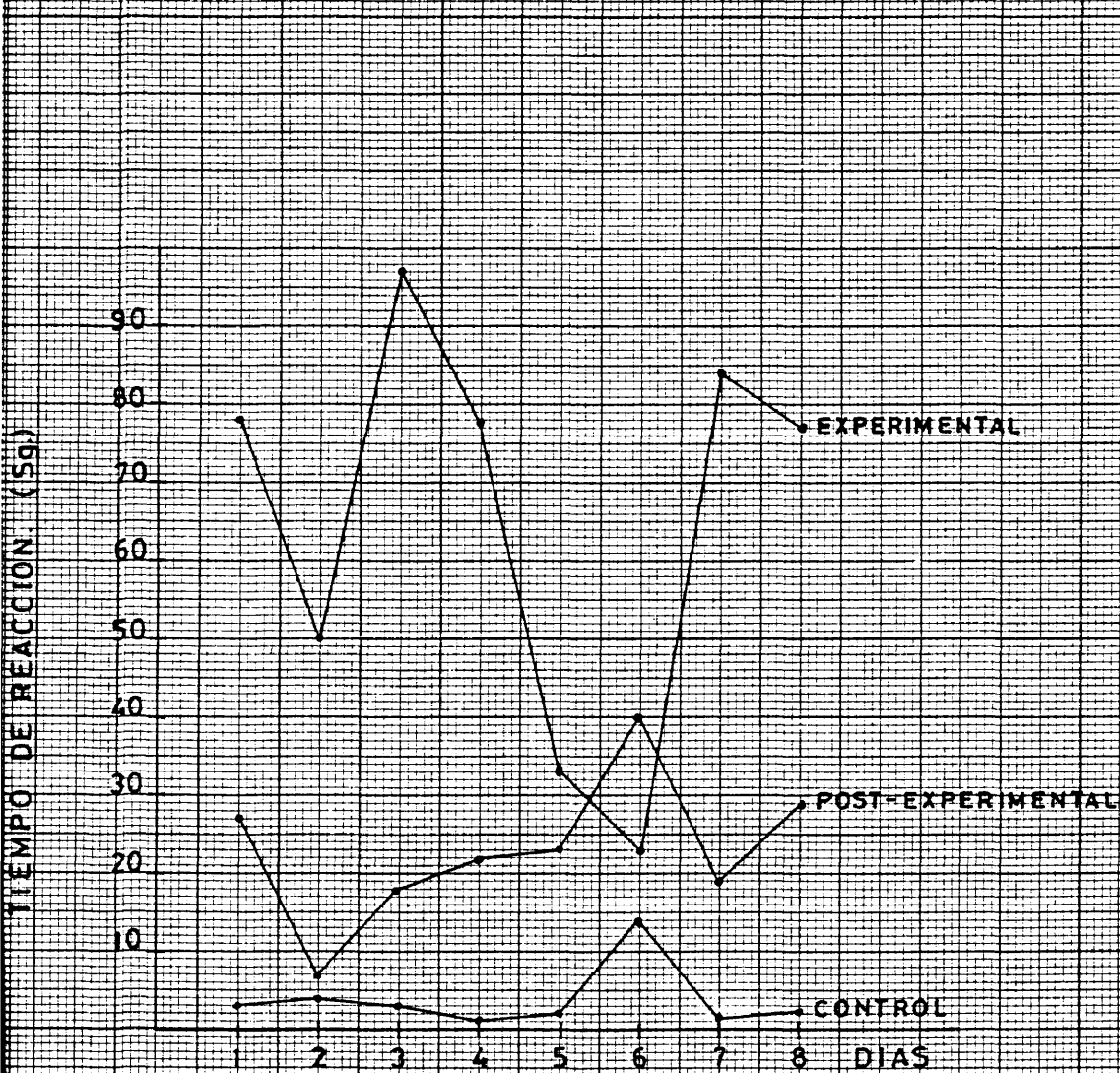


OMP-OLP TAPADOS

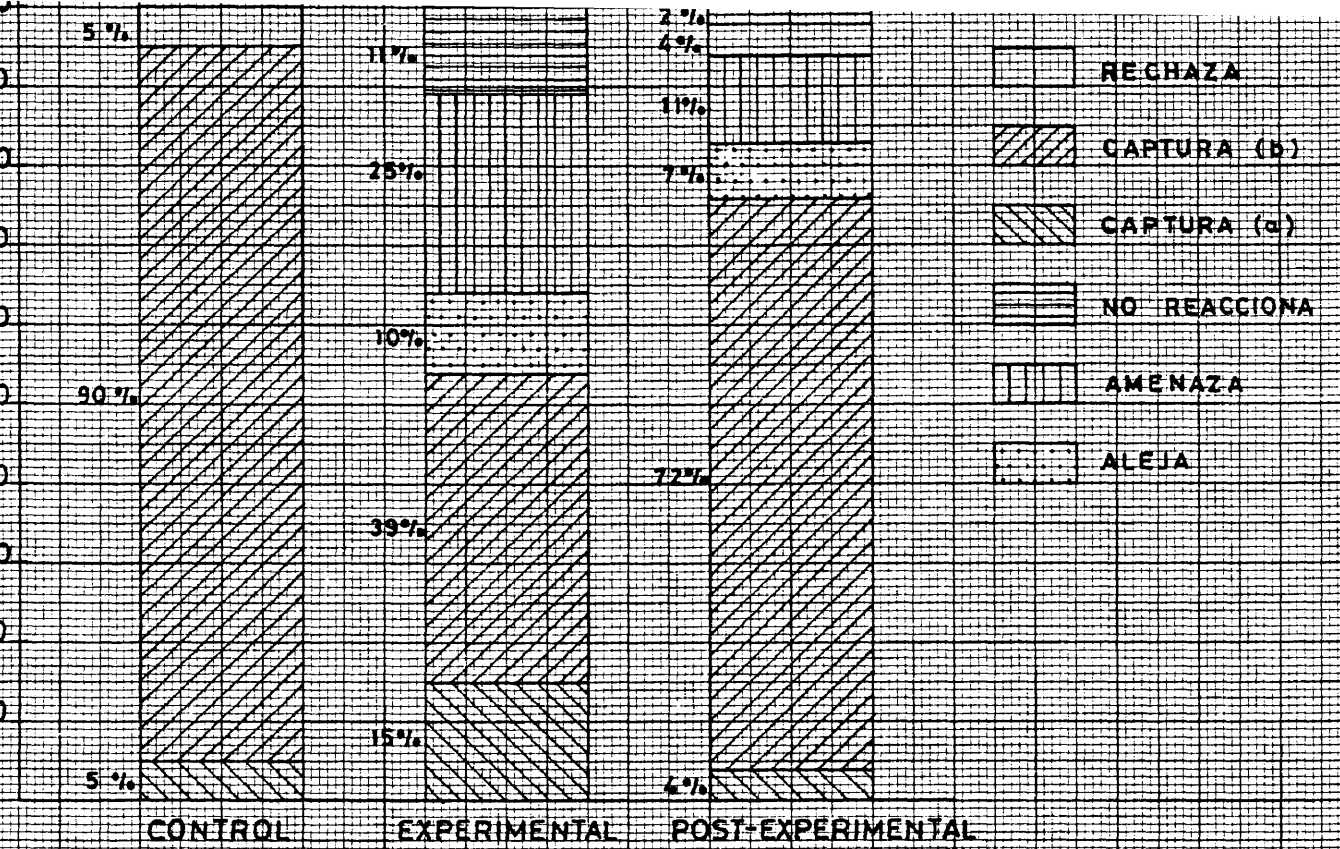




OMA TAPADOS

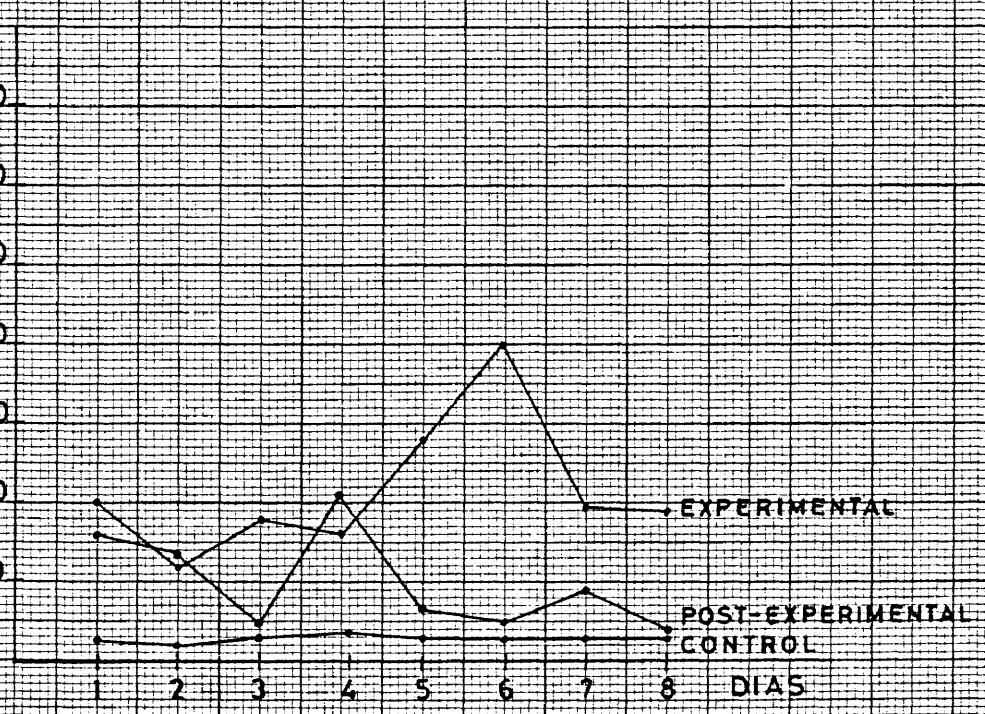


% DE REACCIONES DEL TIPO INDICADO



OLA TAPADOS

TIEMPO DE REACCION (Seg)



-ACCIONA" en el test OLA, tambien difiere significativamente de la observada en el test OMA-OLA y de la observada en el test OMA (Tabla LIV, pag.136).

Por lo tanto, podemos indicar que las modificaciones en la forma de captura y en el desencadenamiento de la reacción (reacciona o no reacciona) observadas en la situación Experimental en el test OMA-OLA pueden explicarse como debidas principalmente al no funcionamiento de los ojos OMA (ojos principales).

En el test OLA es importante reseñar el elevado nº de respuestas de Amenaza (25%) (Fig.29, pag.188) asi como el hecho de que gran parte de las capturas implicaran antes de la pauta Morder que la araña tocara con el I Par a la moscarda, reacción que, habitualmente, no se observa con esta presa, sino con presas de mayor tamaño, como son el saltamontes o el grillo. Probablemente estos ojos (OLA) estén implicados en la percepción de alguna característica importante de la presa, v.g.: tamaño, forma, velocidad de movimiento y por ellos la ausencia de su función provoque en la araña una percepción alterada de la presa, lo cual explicaría el que este test sea el que muestre menos respuestas de No Reacciona, y una proporción de capturas anómalas/capturas normales no diferente significativamente de la del test OMP-OLP (Tabla LVI, pag.137).

Asi pues, de nuestros resultados, propondríamos la hipótesis de que, efectivamente, la fijación momento a momento, de una presa móvil (en nuestro caso con movimiento limitado a un plano frontal situado a 5 cm y desplazandose según un eje vertical) es realizada por los ojos OMA, tras una intervención en la discriminación por parte de los ojos OLA; en nuestros experimentos es posible que no se pusiera de manifies-

-to una probable función de los ojos OMP-OLP que es la detección de presas que se aproximan posterior o lateralmente, o incluso de presas que hayan caído cerca de la araña tras haber saltado; desde luego en nuestra situación experimental su respuesta de captura se puede considerar cualitativamente igual a la situación en que estos ojos están destapados.

5.4. ESTIMULOS VISUALES CAPTADOS POR EL PREDADOR.

Los experimentos realizados con señuelos de cartulina que diferían en tres características (tamaño, forma y color) muestran :

a) que las arañas no distinguen estos señuelos de sus presas habituales, puesto que muestran ante ellos reacciones similares a las mostradas frente a aquéllos : capturan los señuelos de tamaño pequeño o mediano, mientras que amenazan a los de tamaño grande; y la respuesta de captura finaliza sólo tras morder, cuando la araña comprueba la comestibilidad de los señuelos. Por lo tanto el uso de los señuelos es factible y su utilización permite controlar de forma más precisa los estímulos de la presa presentados al predador;

b) Como se observa en la Tabla LVIII (pag. 140) el nº de capturas disminuye según aumenta el tamaño del modelo, mientras que aumentan las respuestas de Amenaza y de Control con I Par, mientras que las respuestas de Alejarse permanecen aproximadamente constantes.

En cuanto a la distribución de las respuestas según el factor forma: la captura es mínima para los modelos de forma triangular y máxima para los modelos de forma circular (Tabla LVIII, pag. 140); la respuesta de amenaza es máxima para el triángulo y mínima para el círculo; la respuesta de control con I par es máxima para el triángulo y mínima para el cuadrado. Hay que destacar el nº similar de respuestas de captura y de amenaza frente a los modelos triangulares, sobrepasando la suma de las respuestas de amenaza y control con I par al nº de respuestas de captura; esto ocurre también con el cuadrado y en el círculo el nº de capturas supera a la suma de amenaza y control con I par.

En cuanto a la distribución de las respuestas según el factor color: el nº de capturas es idéntico entre los colores amarillo y naranja

y menor en el caso del color azul; sólo en el caso de los colores amarillo y naranja el nº de capturas supera a la suma de amenaza y control con I par. Los valores de la respuesta alejarse son muy similares entre los tres factores e indican que los modelos no eran lo suficientemente "asustadores" como para provocar una reacción de huida por parte de la araña.

Creemos, pues, que las características de mayor discriminación son el tamaño y la forma, mientras que el color no se discrimina tan claramente, de acuerdo también con los resultados de DeVoe y col. (1969), que en especímenes de Lycosa baltimoriana, L. miami y L. carolinensis midieron las sensibilidades espectrales de sus ojos y concluyen que "sobre la base de nuestros resultados, las arañas no pueden ver el color, al menos no con sus ojos medianos anteriores sólo" (pag. 28). Sin embargo, los resultados del análisis de correspondencias muestran que el Factor II podría adscribirse a la diferencia en el contraste (CLARO-OSCURO) entre el modelo y el medio ambiente sobre el que se encontraba, por lo que, aunque los Lycosidos no discriminen el color con sus ojos OMA como se ha demostrado electrofisiológicamente, si podrían hacerlo mediante la actuación conjunta de los ojos principales y secundarios, ya que se presentan diferencias en las sensibilidades espectrales de los ojos principales y secundarios (DeVoe y col., 1969).

La discriminación del tamaño de los señuelos es similar a la encontrada entre presas de diferente tamaño, como son la moscarda y el saltamontes o el grillo, e incluso cuando los señuelos de 3 cm² eran capturados la araña exhibía también la pauta de PATAS PLEGADAS.

No hemos encontrado interacción entre los tres parámetros usados en los señuelos y, por lo tanto, podemos concluir que no existe rela-

-ción entre los tres factores considerados en orden al desencadenamiento del comportamiento de captura, por lo que podemos decir que no existe sumación heterogénea de estímulos (SEITZ, 1940). Como indica HINDE (1982) para que exista sumación de los caracteres, el cambio producido al alterar un carácter ha de ser independiente del cambio producido en otro, es decir que el efecto de añadir un estímulo particular no depende de los ya presentes.

Podemos decir que la respuesta de captura inmediata (Fig. 30, pag. 194) es desencadenada por modelos pequeños y que contrasten fuertemente en su color con el fondo sobre el que se encuentran; la respuesta de captura diferida (Fig. 30) es desencadenada también por modelos pequeños pero que contrastan menos con el fondo sobre el que se encuentran, explicando de esta forma el retraso en la reacción del animal; curiosamente con las respuestas de amenaza ocurre lo inverso, es decir la respuesta de amenaza inmediata (Fig. 30) ocurre con los modelos grandes y claros, aunque su desplazamiento hacia este cuadrante puede ser debido tal vez a la presencia en él de los modelos de 3 cm^2 -triángulo-naranja, 3 cm^2 -círculo-azul y 3 cm^2 -círculo-naranja; por otro lado la respuesta de amenaza diferida (Fig. 30) parece estar determinada predominantemente por el factor Tamaño-Forma, y más concretamente por los tamaños grandes y las formas triangulares y en menor grado por el Factor II.

La proximidad de las respuestas de Control con I Par a las respuestas de Amenaza muestra que aquéllas están relacionadas motivacionalmente con éstas. Así lo está también la respuesta de Alejarse inmediatamente, mientras que la respuesta de alejarse diferida, próxima a las respuestas de captura (Fig. 30) puede interpretarse como una ausencia

LEYENDA DE COLORES:

NARANJA



AMARILLO



AZUL



-194-

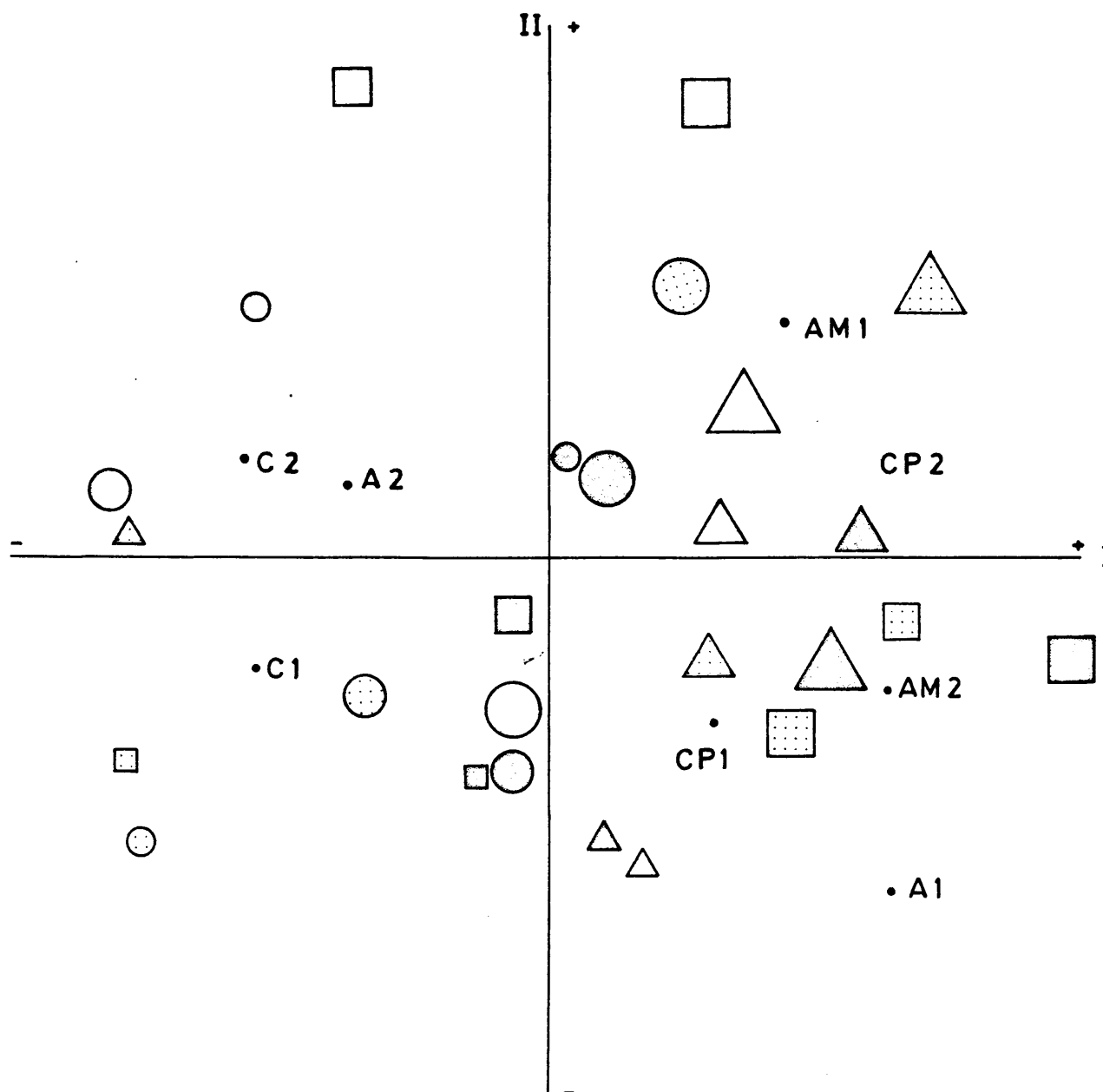


FIGURA 30.-Análisis de correspondencias de las respuestas mostradas ante los diversos señuelos.

de motivación predadora y por lo tanto como una respuesta indiferente.

Es interesante resaltar cómo, considerando el parámetro FORMA del modelo, la araña parece discriminar en sus respuestas entre las formas triangulares y todas las demás, no diferenciando entre las formas cuadradas y circulares.

Creemos que el interés del uso de los señuelos es que plantea la posibilidad de abordar experimentalmente algunas cuestiones sobre el funcionamiento del Sistema Nervioso de estos Invertebrados, a cuyo estudio, como plantea ROVNER (1982) en su epílogo al estudio de la comunicación, debe dedicarse en gran parte el esfuerzo de la Aracnología en el futuro. Cuestiones como si esta discriminación es periférica o central, o de cómo se integran las informaciones conducidas por los diferentes nervios ópticos en los lóbulos correspondientes y con la información procedente de otros receptores sensoriales.

5.5. INFLUENCIA DEL AYUNO SOBRE EL COMPORTAMIENTO PREDADOR.

Aunque no hemos realizado un estudio extenso sobre la influencia del ayuno sobre la actividad locomotora, parece ser que las arañas adultas de la especie L.fasciiventris no modifican su actividad, casi exclusivamente nocturna o vespertina, durante un periodo de ayuno de 10 días; probablemente este periodo no sea muy extenso comparado con los informes existentes en la bibliografía (aunque no dan datos sobre la actividad general) (SAVORY, 1977) de varios meses (un promedio de 208 días para Lycosa lenta), aunque supone una pérdida de peso importante, de hasta un 10%; ANDERSON (1974) con pérdidas de peso medio de $33\% \pm 1.9$ encontró que el ayuno sólo tenía un ligero efecto sobre la frecuencia de emergencia del nido, y además existía una gran variabilidad individual, tal como hemos observado nosotros (Fig. 19, pag. 156). Nuestros resultados son contrarios en cambio a los obtenidos en otro Lycosido, Pardosa amentata, por FORD (1978) que encuentra que la actividad locomotora era esencialmente diurna y su duración total en un periodo de 24 horas era muy baja; esta diferente organización de los periodos de actividad podría explicarse por el diferente nicho ecológico de P. amentata, que vive en la capa de hojas de bosques de hayas.

Como era de esperar, el ayuno impuesto a los animales de experimentación provoca cambios significativos en el desencadenamiento de sus diferentes respuestas predatoras, pero sólo con una de las presas, la moscarda, ante la cual se consigue el máximo de respuestas de captura tras un periodo de diez días de ayuno o una disminución (%) del peso ad libitum del 9-10%. (Fig. 20, pag. 159; Fig. 21, pag. 160).

De acuerdo con los datos que poseíamos de la descripción del etograma predador, las respuestas se producen fundamentalmente a una dis-

-tancia menor o igual de 3 cm. y esta situación no es modificada (Fig. 31, pag.198) por el ayuno impuesto a la araña, contrariamente a lo que se ha demostrado en otros Invertebrados, v.g.: Mántidos (Hieródula crassa, HOLLING 1966).

Usando como presa saltamontes, no se modifican significativamente las respuestas (Tabla LXVIII, pag.167); esto se puede explicar porque, a lo largo de los días de ayuno impuestos, no variaron de peso significativamente los animales usados; es de destacar que con esta presa existe una gran variabilidad individual de respuesta, no manifestada con la moscarda. Puede parecer incongruente con los datos suministrados en la descripción del etograma de la predación con el saltamontes, el hecho de que en este experimento las reacciones se produzcan preferentemente a una distancia mayor de 3 cm. (Fig. 32, pag.199), pero hay que tener en cuenta que estas respuestas son fundamentalmente de rechazo o de alejarse, mientras que las respuestas de captura se realizan preferentemente en distancias cortas.

Tras haber realizado el experimento con la moscarda, nos habíamos planteado la hipótesis de que la experiencia de contacto con las presas en días sucesivos (que a su vez eran días sucesivos de ayuno) podría influir en el nº de capturas, además del factor hambre; esta hipótesis la plantea CURIO (1976) afirmando que "la presa que es inicialmente rechazada puede ser aceptada posteriormente porque el predador se ha familiarizado con ella" (pag.106). Aunque esta hipótesis suele plantearse en relación con el encuentro de una presa completamente nueva (lo cual no era nuestro caso), creemos que puede ser extensiva a nuestra situación experimental, en que la familiaridad de manejo con la presa podría superponerse al factor hambre. Los resultados del experimento diseñado

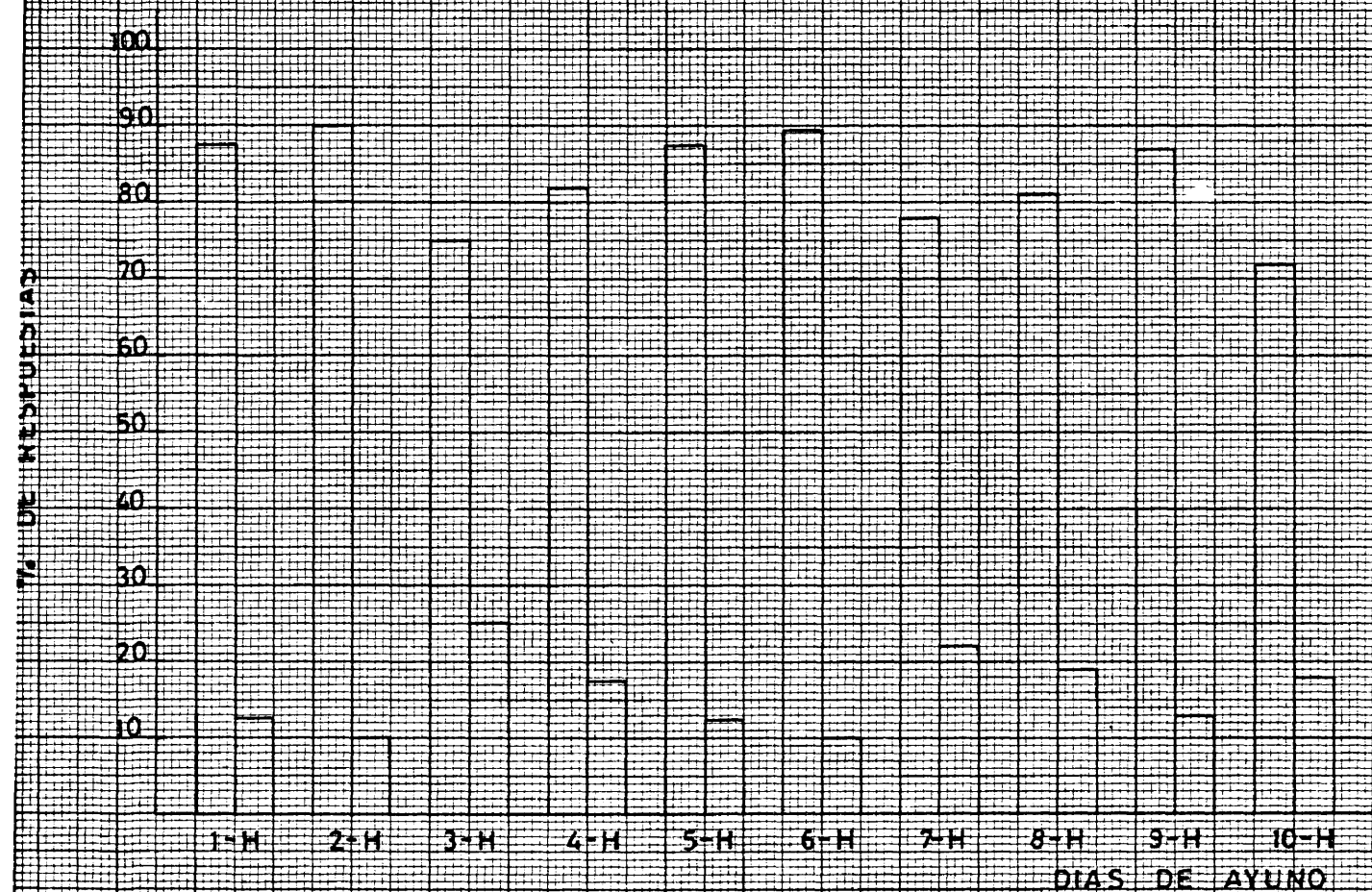


FIGURA 31.- % de respuestas realizadas a una distancia < 3 cm. (columna izquierda) y a una distancia > 3 cm. (columna derecha), a lo largo de los días de ayuno. Presa: Moscarda.

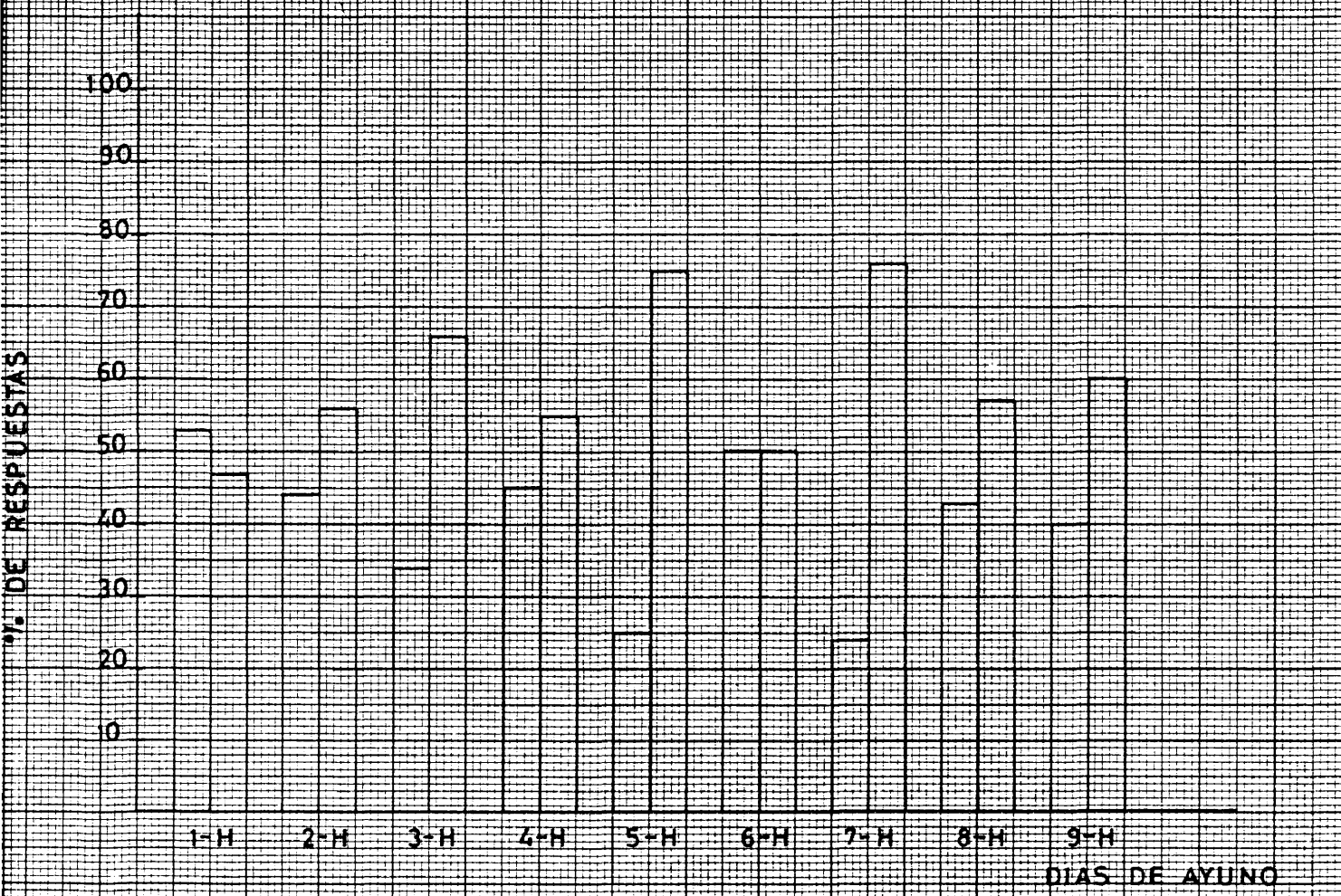


FIGURA 32.- % de respuestas realizadas a una distancia < 3 cm. (columna izquierda) y a una distancia > 3 cm. (columna derecha), a lo largo de los días de ayuno.
Presa: saltamontes.

para comprobar esta hipótesis se muestran en la Tabla LXVI (pag.163) comprobándose estadísticamente que la tasa de capturas aumenta significativamente ($p < 0.05$) con los días de ayuno como cabía esperar (Fig. 22, pag.165). Si la experiencia con la presa hubiera sido un factor a tener en cuenta, el primer día mostrarían todos los grupos proporciones bajas de capturas y en los segundo y tercer día (independientemente del ayuno) irían aumentando esas proporciones de capturas. Sin embargo, los resultados son contrarios a ello, tal como se muestra en la Fig. 33 (pag.201) : solamente hay un aumento continuo en el grupo A debido precisamente a la "secuencia directa" y en el grupo D, donde la tasa de capturas no se diferencia entre 6-H y 2-H, y luego aumenta para 10-H. Parece, pues, que el factor fundamental más que la experiencia, al menos en adultos, es el hambre. Por otro lado, dado que cada día se le presentaban 4 presas separadas a cada individuo, la frecuencia de diadas RECHAZA \longrightarrow CAPTURA nos podía dar una medida de la influencia de la experiencia; en la siguiente Tabla LXXIII se muestra el nº de transiciones del tipo especificado para los tres niveles diferentes de ayuno.

TABLA LXXIII.-Nº de transiciones del tipo especificado (filas) para tres niveles diferentes de ayuno (columnas).

	2-H	6-H	10-H	TOTAL
RECHAZA \longrightarrow RECHAZA	26	14	7	47
RECHAZA \longrightarrow CAPTURA	0	3	0	3
CAPTURA \longrightarrow RECHAZA	9	9	4	22
CAPTURA \longrightarrow CAPTURA	10	19	34	63
TOTAL	45	45	45	135

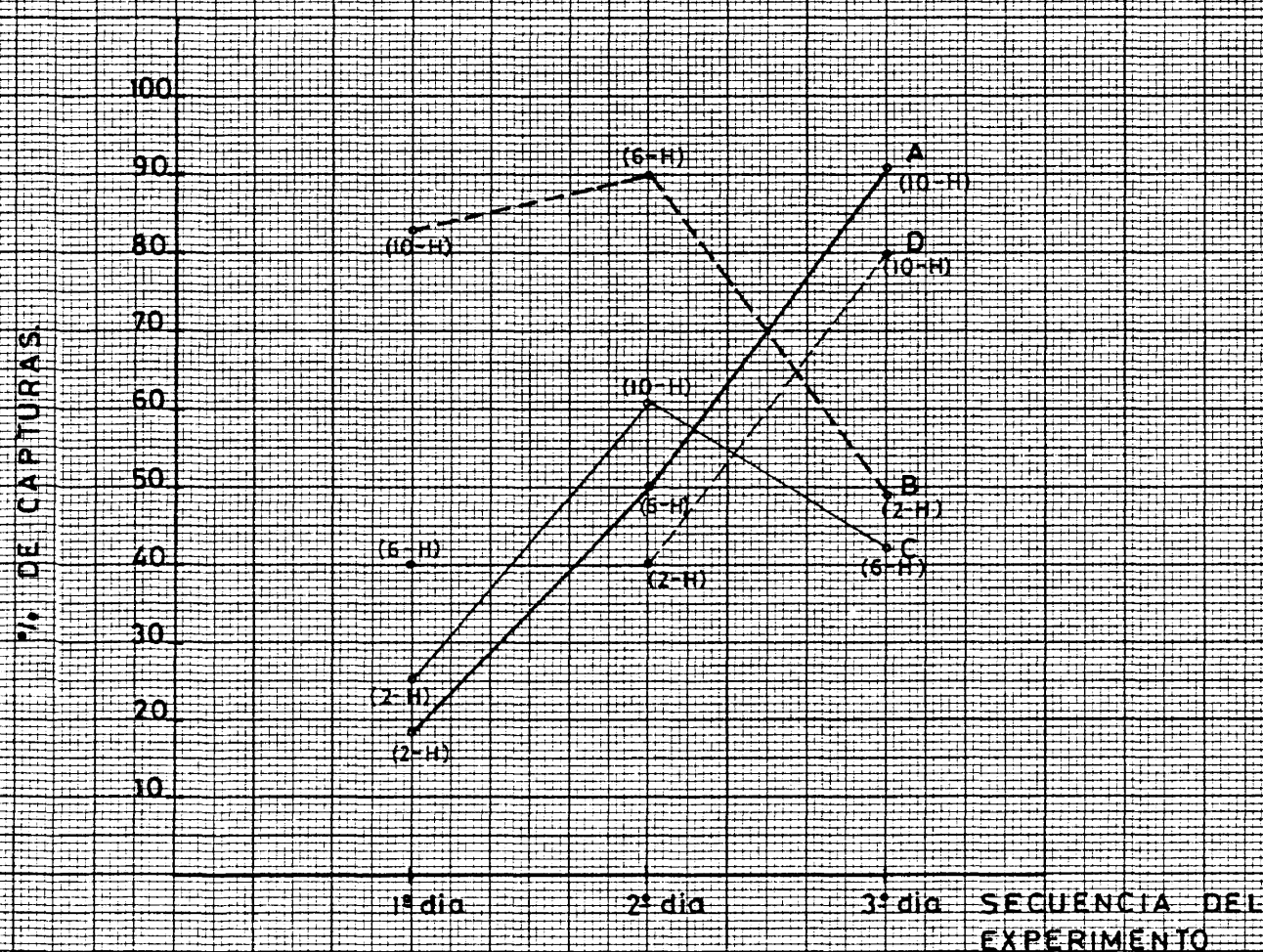


FIGURA 33. -% de capturas realizadas por los diversos grupos (A, B, C y D) ordenados según la secuencia temporal del experimento.

Como vemos de un total de 135 diadas sólo 3 son del tipo RECHAZA \longrightarrow CAPTURA, que podría indicar que la experiencia con la presa influye en la captura. Las diadas RECHAZA \longrightarrow RECHAZA son más abundantes cuando el ayuno es 2-H, representando un 57.8% del total; le sigue la diada CAPTURA \longrightarrow CAPTURA con un 22.2% del total; la diada CAPTURA \longrightarrow RECHAZA con un 20% y la diada RECHAZA \longrightarrow CAPTURA con un 0.02%.

Los resultados del tercer experimento realizado sobre ayuno y respuesta a la presa (Fig.34, pag.203; Fig.35, pag.204) muestran cómo, frente a la moscarda la tendencia a aumentar de forma continuada la proporción de capturas, disminuyendo también de forma progresiva las de alejarse y rechazar; en cambio frente al saltamontes la proporción de capturas aumenta muy suavemente con los días de ayuno y tiende a aumentar en cambio con los días la proporción de rechaza, manteniéndose prácticamente paralelo a la respuesta de captura. En ambos casos existe una elevada correlación entre la proporción de capturas de ambas presas y la pérdida de peso (% del peso inicial) (Fig.36, pag.205) o los días de ayuno (Fig.37, pag.206); las rectas de regresión ajustadas a los puntos de estas correlaciones son prácticamente paralelas, siendo siempre inferior la del saltamontes; esto nos muestra que en el desencadenamiento de la respuesta predadora de L.fasciiventris existe una interacción continua entre los estímulos internos, indicativos del estado alimenticio del animal y algunos estímulos externos de la presa como es el tamaño, situando al animal en un equilibrio entre los requisitos y la posibilidad de daño físico provocada por la captura de una presa de gran

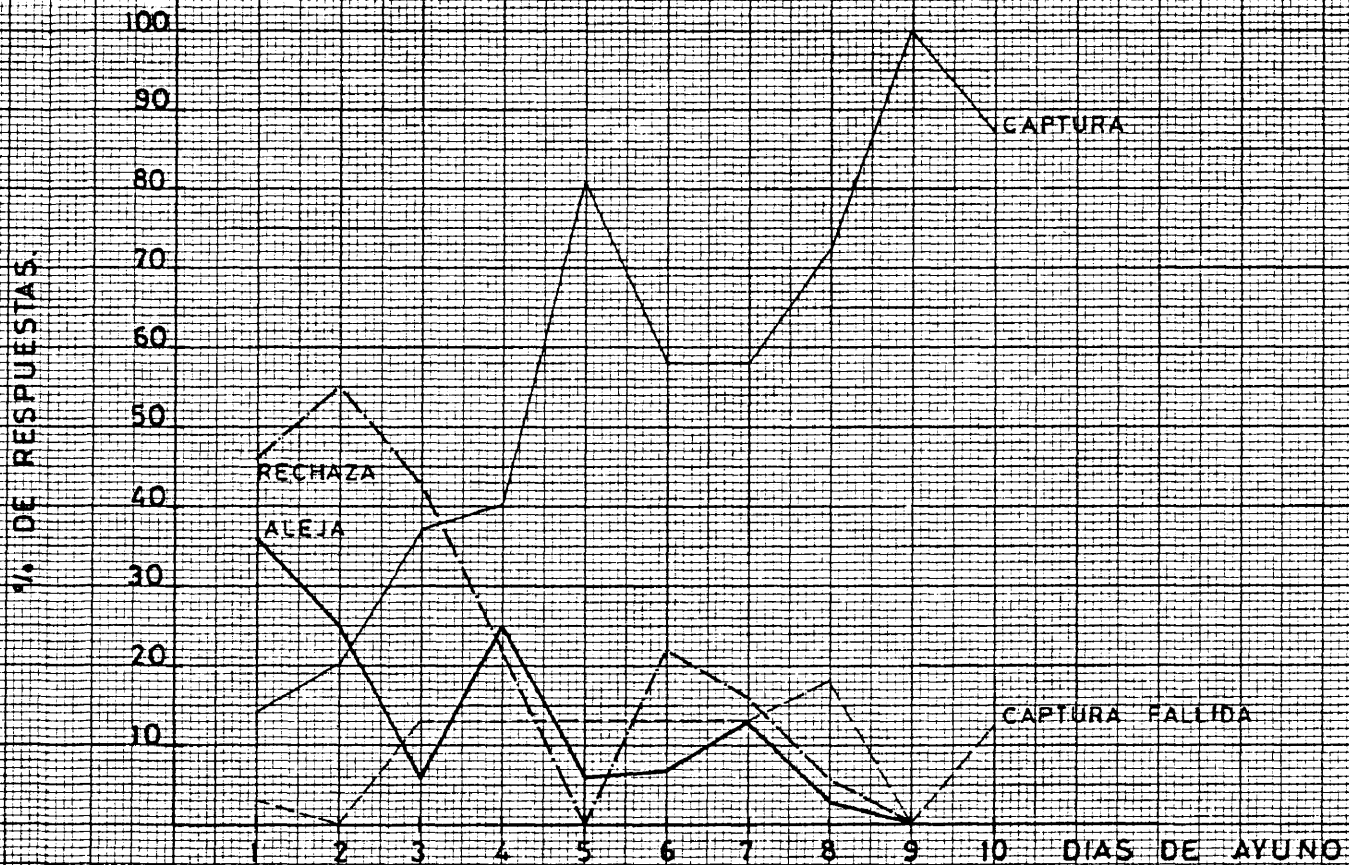
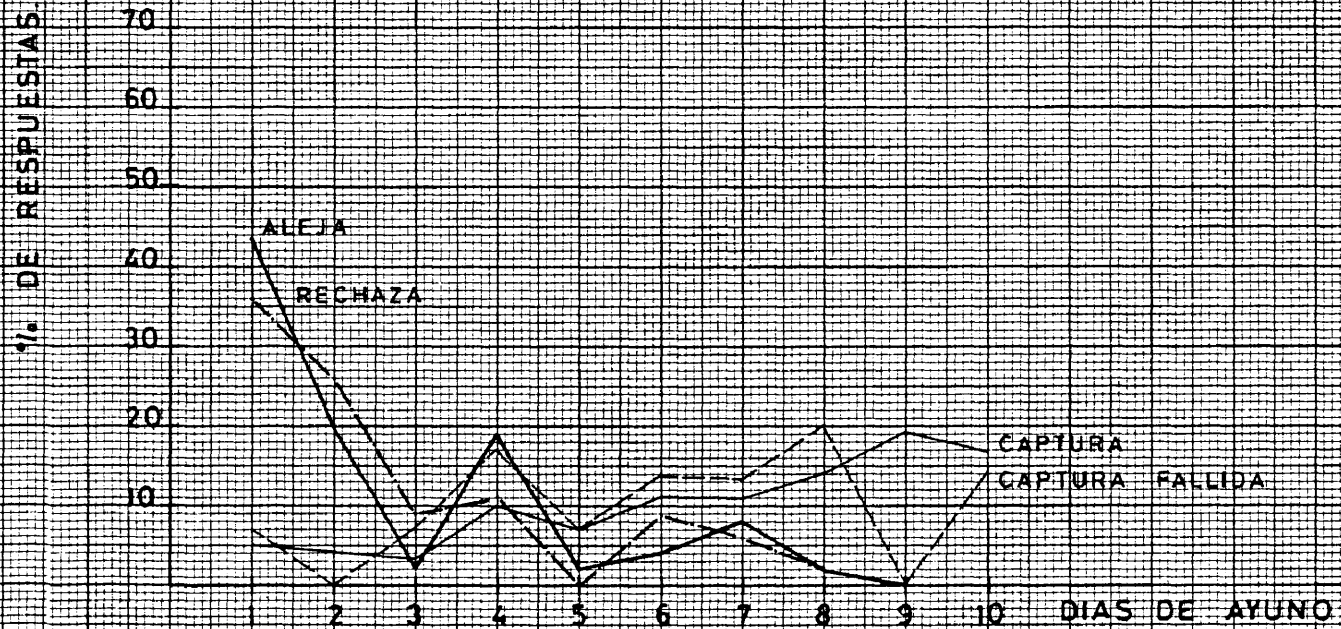


FIGURA 34. —% de respuestas (en relación con el total de éstas) y días de ayuno (parte superior).
 % de respuestas (en relación con el total de cada día) y días de ayuno (parte inferior).

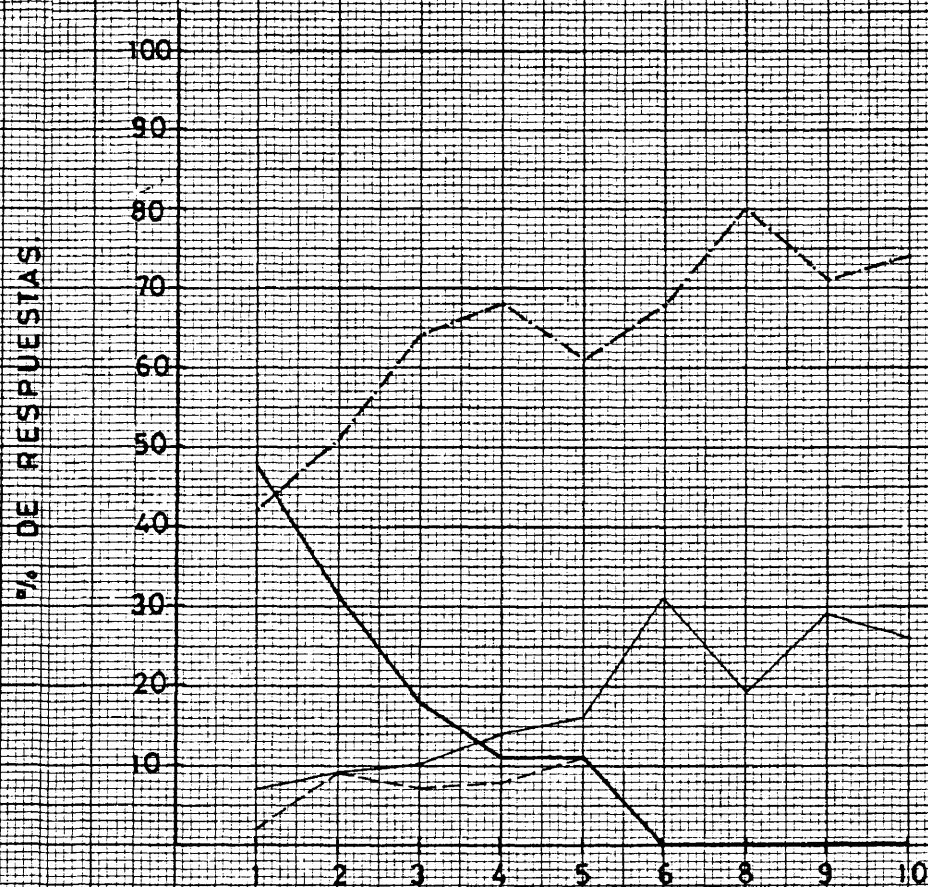
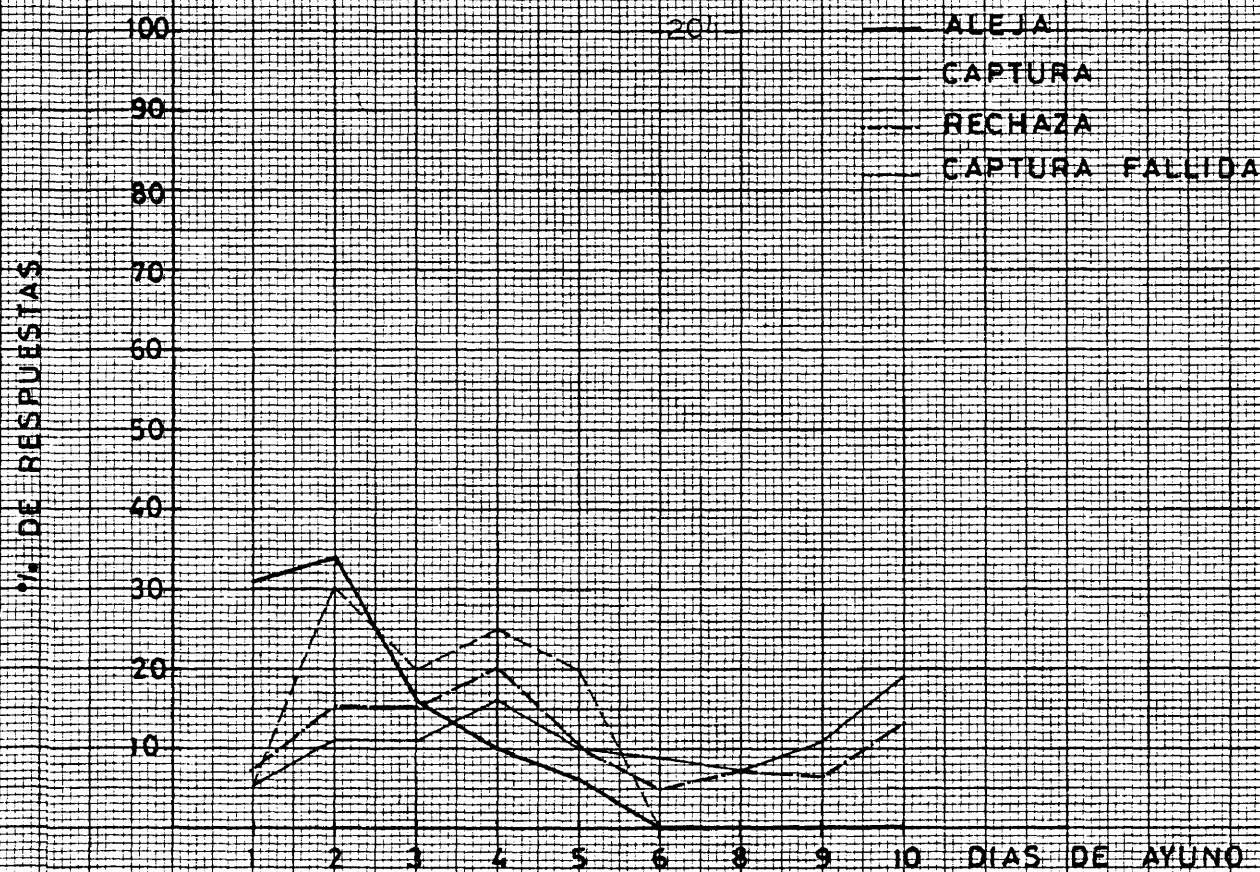


FIGURA 35.-% de respuestas (en relación con el total de éstas) y días de ayuno (parte superior).
% de respuestas (en relación con el total de cada día) y días de ayuno (parte inferior)

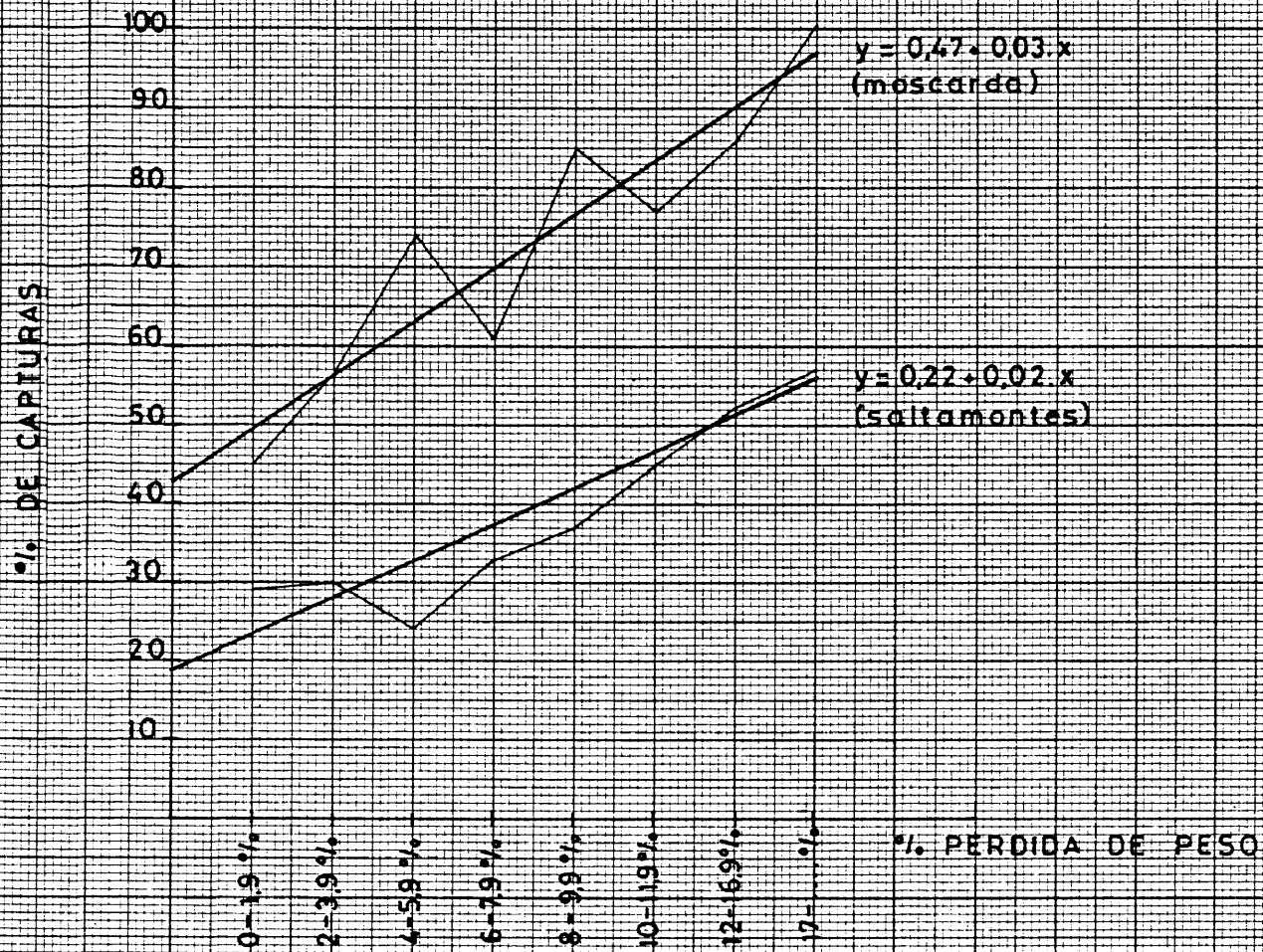


FIGURA 36.-% de capturas en funcion de la perdida de peso.

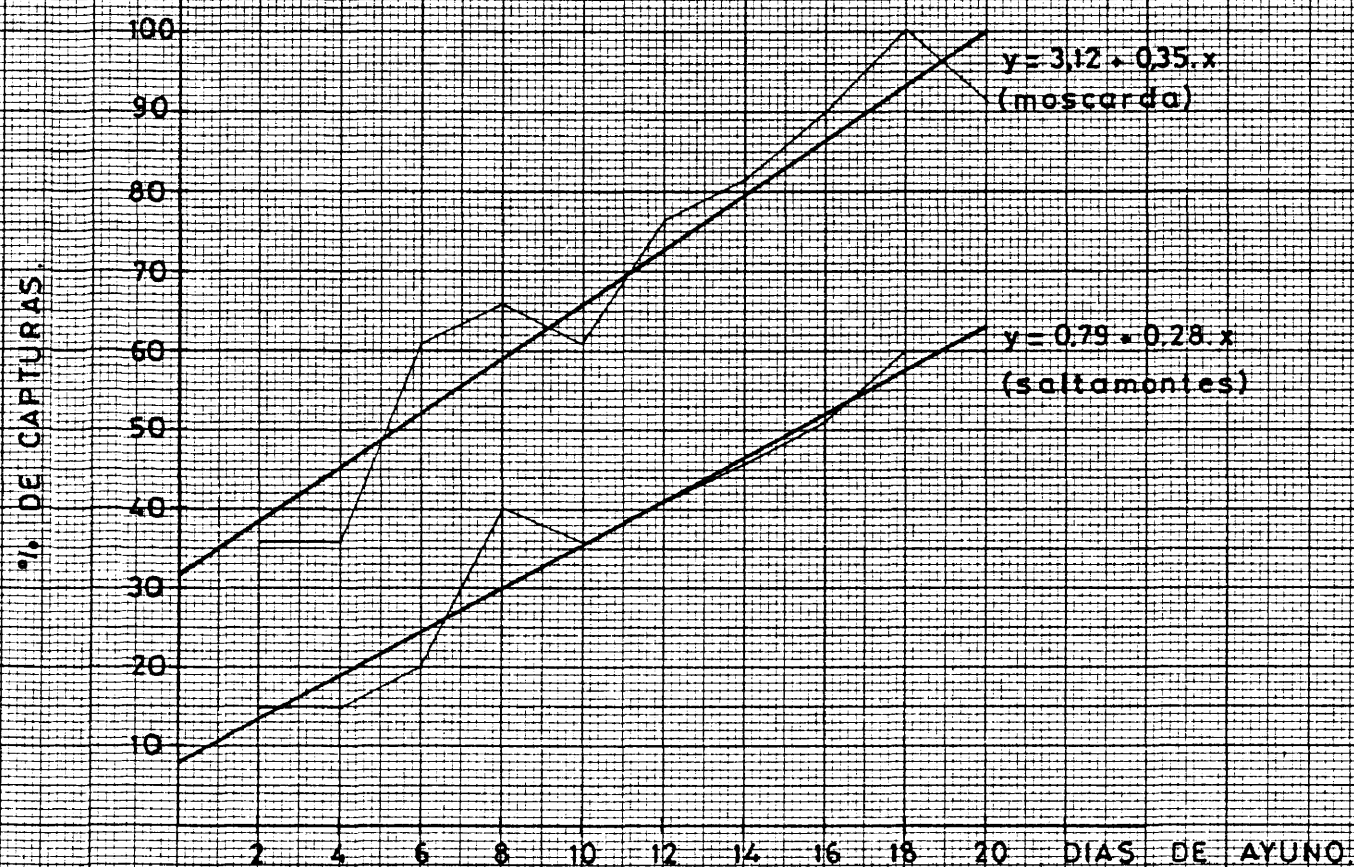


FIGURA 37.- % de capturas en función de los días de ayuno.

tamaño; nuestros resultados nos hacen pensar que la estrategia de caza de L.fasciiventris no es la de capturar, en un rango de tamaño de presas, la de mayor tamaño en orden a conseguir en todo momento el mayor aporte alimenticio, sino que ello va a depender de la pérdida de peso sufrida, y, por lo tanto, tal vez no se le pueda considerar como un predador oportunista; esto viene descartado también por el hecho de que los pesos *ad libitum* logrados por los animales experimentales del experimento descrito en 3.2.5.2., tras los diferentes periodos de privación alimenticia, no diferían significativamente entre sí (datos no incluidos en esta tesis), como cabría esperar si se considerará a L.fasciiventris como un predador oportunista.

Todos los datos discutidos en este apartado nos llevan a la consideración de que la privación alimenticia en Lycosa fasciiventris no tiene tanto un efecto directo sobre la actividad cuanto un aumento en la prontitud para responder a la estimulación predatora (HINDE, 1970); y este aumento debido a factores motivacionales se describe generalmente (HINDE, 1970) como una sensibilización de las relaciones entre un estímulo particular y una respuesta; sensibilización que muestra una relación inversa entre el aumento del tamaño de la presa (aumento del estímulo) y el nº de respuestas (respuesta) para una situación motivacional dada; este tipo de relación no se había mostrado en anteriores estudios sobre predación en Arañas.

5.6. PELOS ESCOPULARES Y PREDACION.

Las observaciones realizadas sobre animales a los que se habían afeitado los pelos escopulares de las patas, aun siendo todavía insuficientes, muestran que, efectivamente, como afirma ROVNER (1980) estas estructuras pueden jugar un papel no decisivo, pero sí significativo en la captura de presas difíciles y prácticamente no importa su ausencia cuando la presa es de tamaño pequeño como es la moscarda. Nuestras observaciones, realizadas en una situación más natural que la utilizada por ROVNER (1980) muestran que el papel de los pelos escopulares es importante sobre todo cuando no existe el factor sorpresa en la respuesta de la araña.

6. CONCLUSIONES

1. Las hembras adultas de Lycosa fasciiventris Dufour (Araneae, Lycosidae) presentan una estrategia de caza al acecho desde el brocal de su nido (o desde un punto preferentemente utilizado en el terrario), reaccionando preferentemente en distancias cortas. Se propone para ellas la denominación de "arañas cazadoras al acecho sin tela" más correcta que la frecuentemente usada de simplemente "arañas cazadoras".
2. Su etograma predador consta de un número breve de pautas (10-12) encadenadas, en general, de forma constante y diferente entre distintos tipos de presa, pero lo suficiente flexible para poder modificarlo en función de la respuesta mostrada en cada momento por la presa.
3. La actividad predadora la pueden realizar tanto diurna como nocturnamente, aunque la actividad locomotora en la zona que rodea al nido es casi exclusivamente vespertina o nocturna.
4. La respuesta predadora de L.fasciiventris tiene una ontogenia en la que, inicialmente, deben superarse unas respuestas de alejamiento rápido de la presa potencial, para a continuación, directamente o bien a través de etapas intermedias, mostrar ya la respuesta predadora de forma estable. Sin embargo, si el animal madura sobre el abdomen de la madre, sufriendo 1-2 mudas, su respuesta predadora aparece estable desde las primeras interacciones. Se sugiere que en el desarrollo del comportamiento predador intervienen tanto procesos de habituación como de maduración.
5. La respuesta predadora de las hembras adultas de L.fasciiventris está controlada por la interacción de estímulos internos

(perdida de peso) y estímulos externos (tamaño, forma, contraste con el medio ambiente). Los primeros imponen una tendencia creciente a la aparición de la respuesta, una sensibilización de la relación entre el estímulo y la respuesta, mientras que los segundos imponen una restricción en la respuesta, en base al posible daño físico que pueda realizar una presa determinada. Algunos aspectos de la respuesta predatoria, como es la distancia de reacción no es modificada por el estado motivacional.

- 6.. Los estudios con modelos muestran : a) que éste es un método válido para estudiar las capacidades perceptuales de este Invertebrado, puesto que la reacción frente a ellos es normal; b) de los tres parámetros estudiados mediante este método, el más importante parece ser el tamaño, interviniendo en menor grado la forma o el color.
7. Los sistemas sensoriales puestos en funcionamiento para la detección de las presas son fundamentalmente los sistemas vibratorios y visuales. Se confirma el importante papel del movimiento como estímulo visual para la detección de la presa y el papel de los ojos medianos anteriores (OMA) en la fijación momento a momento de la posición de la presa. Se propone un papel discriminador (los estímulos funcionales no se han estudiado) para los ojos laterales anteriores (OLA). Los pelos escopulares de las patas juegan un papel relativamente importante en la retención de las presas de gran tamaño.

7. BIBLIOGRAFIA.

1. Acosta J. y Ortega J., 1981. Respuestas cardiacas y comportamiento motor frente a distintos estímulos visuales en arácnidos. II Reunión de Neurobiólogos Españoles. Salamanca.
2. Anderson J.F., 1974. Responses to starvation in the spiders Lycosa lenta and Filistata hibernalis. Ecology, 55, 576-585.
3. Barrientos J. A., 1978. Contribución al estudio de los araneidos licosiformes de Cataluña. Tesis Doctoral, Univ. Autónoma de Barcelona, Fac. de Ciencias.
4. Barth F. G., 1982. Spiders and vibratory signals: sensory reception and behavioral significance. En Spider Communication, ed. por P.N. Witt and J. S. Rovner, pp 67-122. Princenton University Press.
5. Bilsing S. W., 1920. Quantitative studies in the food of spiders. Ohio J. Sci., 20, 215-260.
6. Bristowe W. S., 1958. The world of spiders. Collins.
7. Buchli, H. H. R., 1969. Hunting behaviour in the Ctenizidae. Am. Zool., 9, 175-193.
8. Buckley F. G. and Buckley P. A., 1974. Comparative feeding ecology of wintering adult and juvenile royal terns (Aves: Laridae, sterninae). Ecology, 55, 1053-1063.
9. Bullock Th. y Horridge G. A., 1965. Structure and function in the nervous system of invertebrates. W. H. Freeman and Co., S. Francisco-London.
10. Carico J. E., 1978. Predatory behaviour in Euryopsis funebris (Hentz) (Araneae: Theridiidae) and the evolutionary significance of web reduction. Symp. Zool. Soc. London, 2, 51-58.
11. Carel J. E. y Heathcote R. D., 1976. Heart rate in spiders: influence of body size and foraging energetics. Science, 193, 148-150.

112. Chauvin R., 1971. Les loies de l'ergonomie chez les fourmis au cours du transport d'objets. C. R. Acad. Sc. Paris, 273, 1862-1865.
113. Chauvin R. y B., 1977. La predation. Le monde animal et ses compar-
tements complexes, pp 206-244. Plai.
114. Chinery M., 1977. Guia de campo de los insectos de España y de Eu-
ropa. Ed. Omega, S.A., Barcelona.
115. Comstock J. H., 1948. The spider book. New York: Comstock publi-
shing Co. Inc.
116. Curio E., 1976. The ethology of predation. New York: Springer-Ver-
lag.
117. Curry G. L. and De Michele D. W., 1977. Stochastic analysis for the
description and synthesis of predator-prey systems. Canadian Entomo-
logist 109, 1167-1174.
118. Darchen R., 1965. Ethologie de quelques araignées sociales. L'inté-
rattraction, la construction et la chasse. C. R. du Vème Congrès de
l'U.I.E.I.S., Toulouse, 333-345.
119. De Voe R. D., Small W. y Zuargulis J. E., 1969. Spectral sensivi-
ties of wolf spider eyes. J. Gen. Physiol., 54, 1-32.
200. Dewsbury D. A., 1978. Comparative animal behavior. New York: McGraw-
Hill, 1978.
211. Dill L. M., 1975. Predatory behavior of the zebra spider, Salticus
scenicus (Araneae, salticidae). Can. J. Zool., 53, 1284-1289.
222. Domenech I Massons J. M., 1980. Bioestadística. Barcelona, Ed. Her-
der.
233. Drees O., 1952. Untersuchunger über die angeborenen verhaltenswei-
sen bei springspinnen (Salticidae). Zeitschrift für Tierpsychologie
9, 169-309.

244. Duelli P., 1978. Movement detection in the posterolateral eyes of jumping spiders (*Evarcha aranata*, Salticidae). J. Comp. Physiol., 124, 15-26.
245. Duelli P., 1980. The neuronal organization of the posterior lateral eyes of jumping spiders (Salticidae). Zool. Anat., 103, 17-40.
246. Dumpert K., 1978. Spider odor receptor: electrophysiological proof. Experientia, 34, 754.
247. Eberhard W., 1967. Attack behaviour of diguetid spiders and the origin of prey wrapping in spiders. Psyche, 74 (2), 173-181.
248. Eberhard W. G., 1980a. Spider and fly play cat and mouse. Nat. History, 89 (1), 57-61.
249. Eberhard W. G., 1980b. The natural history and behaviour of the bolas spider, Mastophora dizzydeani sp. n. (Araneae). Psyche, 87 (3-4), 143-170.
300. Edgar W. D., 1969. Prey and predators of the wolf spider Lycosa lugubris. J. Zool. London, 159, 405-411.
311. Edgar W. D., 1970. Prey and feeding behaviour of adult females of the wolf spider Pardosa amentata, Neth. J. Zool., 20, 487-491.
322. Edwards G. B., Carroll J. F. and Whitcomb W. H., 1974. Stoidis aurata (Araneae: Salticidae) a spider predator of ants. Florida Entomol., 57, 337-345.
333. Enciclopedia Salvat de la Fauna 1981. Pamplona, Salvat S.A. de Ediciones.
344. Foelix R. F. y Chu Wang I. W., 1973. The morphology of spider sensilla. 1. Mechanoreceptors. 2. Chemoreceptors. Tissue Cell, 5 (3), 451-478.

335. Ford M. J., 1977. Energy costs of the predation strategy of the web-spinning spider Lepthyphantes zimmermanni Bertkau (Linyphiidae). Oecologia (Berl.), 28, 341-349.
336. Ford M. J., 1978. Locomotory activity and the predation strategy of the wolf spider Pardosa amentata (Clerck) (Lycosidae). Anim. Behav. 26, 31-35.
337. Forster L.M., 1977. A qualitative analysis of hunting behaviour in jumping spiders (Araneae: Salticidae). New Zealand Journal of Zoology, 4 (1), 51-62.
338. Forster L. M., 1979. Visual mechanisms of hunting behaviour in Triteplaniceps, a jumping spider (Araneae: Salticidae). New Zealand Journal of Zoology, vol. 6, 79-93.
339. Forster L., 1982. Vision and prey-catching strategies in jumping spiders. American Scientist, 70 (2), 165-175.
400. Gardner B. T., 1964. Hunger and sequential responses in the hunting behavior of salticid spiders. J. comp. Physiol. Psych., 58, 167-173.
411. Gardner B. T., 1966. Hunger and characteristics of the prey in the hunting behaviour of salticid spiders. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 62 (3), 475-478.
422. Gertsch W. J., 1949. American spiders. New York: D. Van Nostrand.
433. Grassé P. P., Poisson R. A. y Tuzet O., 1961. Zoologie. I. Invertébrés. Ed.: Masson et Cie. Paris.
444. Greenquist E. A. y Rovner J. S., 1976. Lycosid spiders on artificial foliage: stratum choice, orientation preferences and prey-wrapping. Psyche, 83 (2), 196-209.
455. Hagstrum D. W., 1970. Physiology of food utilization by the spider Tarentula kochi (Lycosidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 63 (5), 1305-1308.

46. Hallander H., 1970. Prey cannibalism and microhabitat selection in the wolf spiders Pardosa chelata O. F. Müller and P. pillata Clerck. Oikos, 21, 337-340.
47. Hardie R. y Duelli P., 1978. Properties of single cells in posterior lateral eyes of jumping spiders. Z. Naturforsch., 33 c, 156-158.
48. Hardman J. M., 1973. The hunting tactics of an inspecialized predator, Pardosa vancouveri (Araneae, Lycosidae), with reference to spatial heterogeneity and the components of the functional response. Dissertation Abstr. Int. (B), 34 (3), 990.
49. Harwood R. H., 1974. The predatory behavior of Argiope aurantia (Lucas). Am. Midl. Nat., 91, 130-139.
50. Haynes D. L. and Sisojevic P., 1966. Predatory behavior of Philodromus rufus Wackenaer (Araneae, Thomisidae). Can. Ent., 98, 113-133.
51. Hill D. E., 1979. Orientation by jumping spiders of the genus Phidippus (Araneae, Salticidae) during the pursuit of prey. Behav. Ecol. Sociobiol., 5, 301-322.
52. Hinde R. A., 1970. Animal Behaviour. A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology. McGraw. Hill, Inc.
53. Hinde R. A., 1982. Ethology. Oxford University Press.
54. Hölldobler B., 1979. Steatoda fulva (Theridiidae). A spider that feeds on harvester ants. Psyche, 77, 202-208.
55. Holling C. S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Canadian Entomologist, 91, 385-398.
56. Holling C. S., 1963. An experimental component analysis of population processes. Memoirs of Entomological Society of Canada, 32, 22-32.

57. Holling C. S., 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. Memoirs of the Entomological Society of Canada, 48, 3-86.
58. Holling D. S. and Buckingham S., 1976. A behavioral model of predator-prey functional responses. Behavioral Sciences, 21, 183-195.
59. Ivlev F. S., 1955. Experimental Ecology of the Feeding Fishes. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
60. Jackson R. R., 1977a. Prey of the jumping spider Phidippus johnsoni (Araneae, Salticidae). J. Arachnol., 5, 145-149.
61. Jones T. B. y Kamil A. C., 1973. Tool-making and tool-using in the northern blue jay. Science, 180, 1076-1078.
62. Kaston B. J., 1966. Evolution of the web-spider silk may first have been used only as a covering for eggs. Nat. Hist., N. Y., 75 (4), 26-33.
63. Krafft B., 1970. Contribution a la biologie et a l'ethologie d'Agelena consociata Denis. Biologia Gabónica, 3 (VI).
64. Krafft B., 1979. Organisation et Evolution des Sociétés d'Araignées. J. Psychol., 1, 23-51.
65. Kronested T., 1979. Study on chemosensitive hairs in the wolf spiders (Araneae, Lycosidae) by scanning electron microscopy. Zool. Scripta, 8, 279-285.
66. Kullmann E. J., 1972. Evolution of social behavior in spiders (Araneae, Eresidae and Theridiidae). Am. Zoologist, 12, 419-426.
67. Land M. F., 1969a. Movements of the retine of jumping spiders (Salticidae) in response to visual stimuli. J. Exp. Biol., 51, 471-493.

668. Land M. F., 1969b. Structure of the principal eyes of jumping spiders (Salticidae: Dendryphantinae) in relation to visual optics. Journal of Experimental Biology, 51, 443-470.
669. Land M. F., 1971. Orientation by jumping spiders in the absence of visual feedback. J. Exp. Biol., 54 (1), 119-139.
770. Land M. F., 1972. Stepping movements made by jumping spiders during turns mediated by the lateral eyes. J. Exp. Biol., 57, 15-40.
771. Le Berre M., 1968. Contribution a l'étude de l'ethologie de Pardosa lugubris (Walek) (Lycosidae). D. E. A. Ethologie-Fac. Sci. Rennes.
772. Le Berre M., 1979. Sequential analysis of the scorpion feeding behaviour (Buthus occitanus) (Arach., scorp., buthidae). Biol. Behav. 4 (2), 97-122.
773. Legendre L. y P., 1979. Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques. Collection d'Ecologie n° 13. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec.
774. Lewis D. B. y Gower D. M., 1980. Biology of Communication. London-Glasgow: Blackie.
775. Lotka A. J., 1925. Elements of Physical Biology. Wilkins and Wilkins, Baltimore.
776. Lubin Y. D., 1980. The predatory behaviour of Cyrtophora (Araneae: Araneidae). J. Arachnol., 8, 159-185.
777. Melamed J. y Trujillo-Cenoz O., 1966. The fine structure of the visual system of Lycosa (Araneae: Lycosidae). Part I. Retina and optic nerve. Zeitschrift für Zellforschung, 74, 12-31.
778. Melamed J. y Trujillo-Cenoz O., 1971. Innervation of the retinal muscles in wolf spiders (Araneae-Lycosidae). J. Ultrastructure Research, 35, 359-369.

- 79.. Millikan G. C. y Bowman R. I., 1967. Observations on galápagos tool-using finches in captivity. Living Bird 6, 23-41.
- 80.. Minch E. W., 1977. Predatory behaviour in Plectreurys tristis. Bull. Br. Arachnol. Soc., 4 (2), 77-79.
- 81.. Miyashita K., 1968. Changes of the daily food consumption during adult stage of Lycosa pseudoannulata. Appl. Entom. Zool., 3 (4) 203-204.
- 82.. Mogenson G. J., 1977. The neurobiology of behaviour. New York: Lawrence Erlbaum Associates.
- 83.. Morse D. H., 1979. Prey capture by the crab spider Misumena calycina (Araneae: Thomisidae). Oecologia, Berlín, 39, 309-319.
- 84.. Nicholson A. J. and Bailey V. A., 1935. The balance of animal populations, Part I. Proceedings of the Zoological Society, London.
- 85.. Nielsen E., 1931. The biology of spiders. Copenhagen: Levin and Munksgaard.
- 86.. Ortega J., Acosta J., Gomez-Jarabo G. y Cruz Hernandez M., 1979. Estudio ontogénico de la territorialidad en Lycosa fasciiventris. XVIII Congreso Nacional S.E.C.F., 13-15 Dic., Valencia.
- 87.. Ortega J. y Pablos E., 1983. Estudio de las interacciones diádicas en crías (1ª fase) de Lycosa fasciiventris (Araneae, Lycosidae). II Congreso Ibérico de Entomología, 7-10 Junio, León.
- 88.. Ortega J. y Acosta J., en prensa. Posibles relaciones entre el hábitat de Lycosa fasciiventris (Dufour) (Araneae, Lycosidae) y su comportamiento. Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biología).
- 89.. Rao Ch. y Kshirsagar A. M., 1978. A semi-markovian model for predator-prey interactions. Biometrics 34, 611-619.

990. Rechten C. y Fernald R. D., 1979. A sampled randomization test for examining simple cells of behavioral transition matrices. Behaviour LXIX (3-4), 217-227.
991. Riechert S. E. y Luczak J., 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. En Spider Communication, ed. por P. N. Witt y J. S. Rovner, pp 353-386.
992. Robinson B. C. y Robinson M. H., 1974. The biology of some Argiope species from New Guinea: predatory behaviour and stabilimentum construction (Araneae: Araneidae). Zool. J. Linn. Soc., 54, 145.
993. Robinson M. H., 1969. Predatory behaviour of Argiope argentata (Fabricius). American Zoologist, 9, 161-174.
994. Robinson M. H., 1975. The evolution of predatory behaviour in araneid spiders. En Function and evolution in behaviour. Ed. por G. Baerends, C. Beer y A. Manning. p. 292-312. Oxford: Clarendon Press.
995. Robinson M. H. y Mirick A., 1971. The predatory behaviour of the golden web spider Nephila clavipes (Araneae, Araneidae). Psyche, 78, 123-139.
996. Robinson M. H., Mirick A. y Turner O., 1970. The predatory behaviour of some araneid spiders and the origin of immobilization wrapping. Psyche, 76 (4), 487-501.
997. Robinson M. H. y Olazarri J., 1971. Units of behaviour and complex sequences in the predatory behaviour of Argiope argentata. Smithson. Contr. Zool., 65, 1-36.
998. Robinson M. H. and Robinson B., 1971. The predatory behaviour of the ogre faced spider Dinopis longipes F. Cambridge (Araneae, Dinopidae). Am. Midl. Nat., 85, 85-96.

1999. Robinson M. H., Robinson B. Y Graney W., 1972. The predatory behaviour of the nocturnal orb-web spider Eriophora fuliginea (C. L. Koch) (Araneae: Araneidae). Rev. Peru. Entomo., 14, 304-315.
1000. Robinson M. H. y Valerio C. E., 1977. Attacks on large or heavily defended prey by tropical salticid spiders (Aran.) Psyche, 84 (1), 1-10.
1001. Rovner J. S., 1974. Copulation in the lycosid spider Schizocosa sal-tatrix (Hentz): An analysis of papal insertion patterns. Anim. Behav., 22, 94-99.
1002. Rovner J., 1980. Morphological and ethological adaptations for prey capture in wolf spiders (Araneae, Lycosidae). J. Arachnol., 8, 201-215.
1003. Rovner J. S. y Knost S. J., 1974. Post-immobilization wrapping of prey by lycosid spiders of the herbaceous stratum. Psyche, 81 (3-4), 398-415.
1004. Royama T., 1971. A comparative study of the models for predation and parasitism. Researches in Population Ecology, Supplement nº 1, 1-90.
1005. Savory T. H., 1928. The biology of spiders. London: Sidgwick and Jackson.
1006. Savory T. H., 1977. Arachnida. New York: Academic Press.
1007. Schaller G. B., 1972. The seregenti lion. University Chicago Press.
1008. Seitz A., 1940. Die paarbildung bei einigen cichliden I y II. Z. Tierpsychol., 4, 40-84 y 5, 74-101.
1009. Simon V., 1983. Psicofisiología de la motivación. Valencia: Promo-libro.

- 11100.. Stoy R. H., 1932. Appendix of G. Salt. Bulletin of Entomological Research, 23, 215-216.
- 11111.. Thompson W. R., 1939. Biological control and the theories of the interaction of populations. Parasitology 31, 299-388.
- 11122.. Tinbergen N., 1963. On aims and methods in ethology. Z. Tierpsychol., 20, 410-433.
- 11133.. Tinbergen N., 1968. On war and peace in animals and man. Science, N. Y., 160, 1411-1418.
- 11144.. Tinbergen N., 1969. Ethology. En Scientific thought 1900-1960, ed. R. Harré Clarendon Press, Oxford, 238-268.
- 11155.. Trujillo-Cenoz O. y Melamed J., 1967. The fine structure of the visual system of Lycosa (Araneae: Lycosidae). Zeitschrift für Zellforschung, 76, 377-388.
- 11166.. Turnbull A. L., 1973. Ecology of the true spiders (Araneomorphae). Ann. Rev. Entomol., 18, 305.
- 11177.. Valerio C. E., 1974. Prey capture by Drymusa dinora (Araneae, Scytodidae). Psyche, 81, 284-287.
- 11188.. Valverde J. A., 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana, nº 1.
- 11199.. Volterra V., 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali confiventi. Accademia Nazionale del Lindei, Rome. Classe Di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali. Memorie, 6, 31-133.
- 12000.. Vollrath F. and Rohde-Arndt D., 1983. Prey Capture and Feeding in the Social Spider Anelosimus eximius. Z. Tierpsychol., 61, 334-340.

1221. Watt K. E. F., 1959. A mathematical model for the effect of attacked and attacking species on the number attacked. Canadian Entomologist, 91, 129-144.
1222. Yamashita S. y Tateda H., 1976. Hypersensitivity in the anterior median eye of a jumping spider. J. Exp. Biol., 65 (3), 507-516.